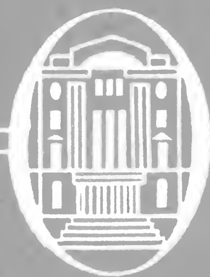
ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 65

3

МАРТ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1980

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *А. А. Гинзбург*, *Ф. Я. Петрова* и *Г. В. Семерикова*

Сдано в набор 10.12.79. Подписано к печати 19.02.80. М-20756. Формат бумаги 70×108[1]/[16]. Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 10 + 4 вкл. (1/2 печ. л.) = 14.70 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.92. Тираж 2806. Тип. зак. 959.

Издательство «Наука». Ленинградское отделение
199164. Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 561.394.75

П. И. Дорофеев

К СИСТЕМАТИКЕ ТРЕТИЧНЫХ *AZOLLA* LAM. СЕКЦИИ *RHIZOSPERMA* MEYEN

P. I. DOROFEEV. ON THE TAXONOMY OF THE TERTIARY *AZOLLA* LAM. OF THE SECTION *RHIZOSPERMA* MEYEN

Из олигоцена, миоцена и плиоцена СССР приводятся 12 видов и 5 разновидностей *Azolla* секции *Rhizosperma*. Рассматриваются особенности морфологии ископаемых мегаспор и массул. Виды разбиваются на 8 групп разного таксономического ранга. Бо́льшая часть групп характеризуется исчезнувшей формой мегаспор. Только молодые виды связаны с видами современных убежищ.

В предыдущей работе (Дорофеев, 1979) мы рассмотрели виды *Azolla* из секции *Azolla* Lam., известные из третичных отложений СССР. Предлагаемая работа посвящена обзору третичных видов этого рода из секции *Rhizosperma*. Вполне оформленные представители этой секции известны в СССР и в Западной Европе с эоцена, но находок немного, коллекции небольшие, поэтому в настоящей работе они не рассматриваются. Мегаспоры из более молодых отложений будучи в общем сходными с современными заметно отличаются от них существенными признаками или какими-то деталями, что послужило основанием для установления вымерших видов, описанных разными лицами в разное время. Рассмотрим особенности ископаемых мегаспор и массул.

Целые микросорусы у ископаемых видов встречаются редко. Их я видел только у *A. nana*. У большей части видов известны лишь одиночные массулы или группы их по 2—5, находимые обособленными или соединенными с мегаспорангиями (рис. 1, *2*; см. также Дорофеев, 1966б, рис. 2). Не исключено, что хотя бы у части вымерших видов были общие сорусы, содержащие мегаспорангии и массулы, как у многих вымерших *Salvinia*, современные виды которых также имеют раздельные мега- и микросорусы. Возможно, что амфиспорангиатность у вымерших *Salvinia* и *Azolla* была факультативной, так как у одного и того же вида из разных мест известны как общие, так и раздельные сорусы. Признаком амфиспорангиатности вымершие *Salvinia* и *Azolla* сближаются с современными *Marsileaceae*. Массулы большей части вымерших видов сходны с современными. Они небольшие, овальные или полукруглые. От одной их стороны отходят длинные и короткие, септированные и простые отростки с острыми концами. У *A. ventricosa* концы отдельных отростков имеют небольшие расширения, несколько напоминающие глохидии видов секции *Azolla* (рис. 3, *7*, *8*). В обесцвеченных массулах видны мелкие, округлые, довольно простые микроспоры с двойной оболочкой и трехлучевым рубцом. Массулы *A. nana* и *A. turgaica* — без отростков, как у *Salvinia*.

Мегасорусы современных видов с одним мегаспорангием и одной мегаспорой. У вымерших *A. nana* и *A. turgaica* в мегаспорангиях, возможно, было по две мегаспоры, так как они редко встречаются соединенными в правильные пары. У остальных видов мегаспорангии с одной мегаспорой. Оболочка мегасоруса всегда аморфная, в виде толстой углистой корочки. Оболочка мегаспорангия более тонкая, сохраняется лучше.

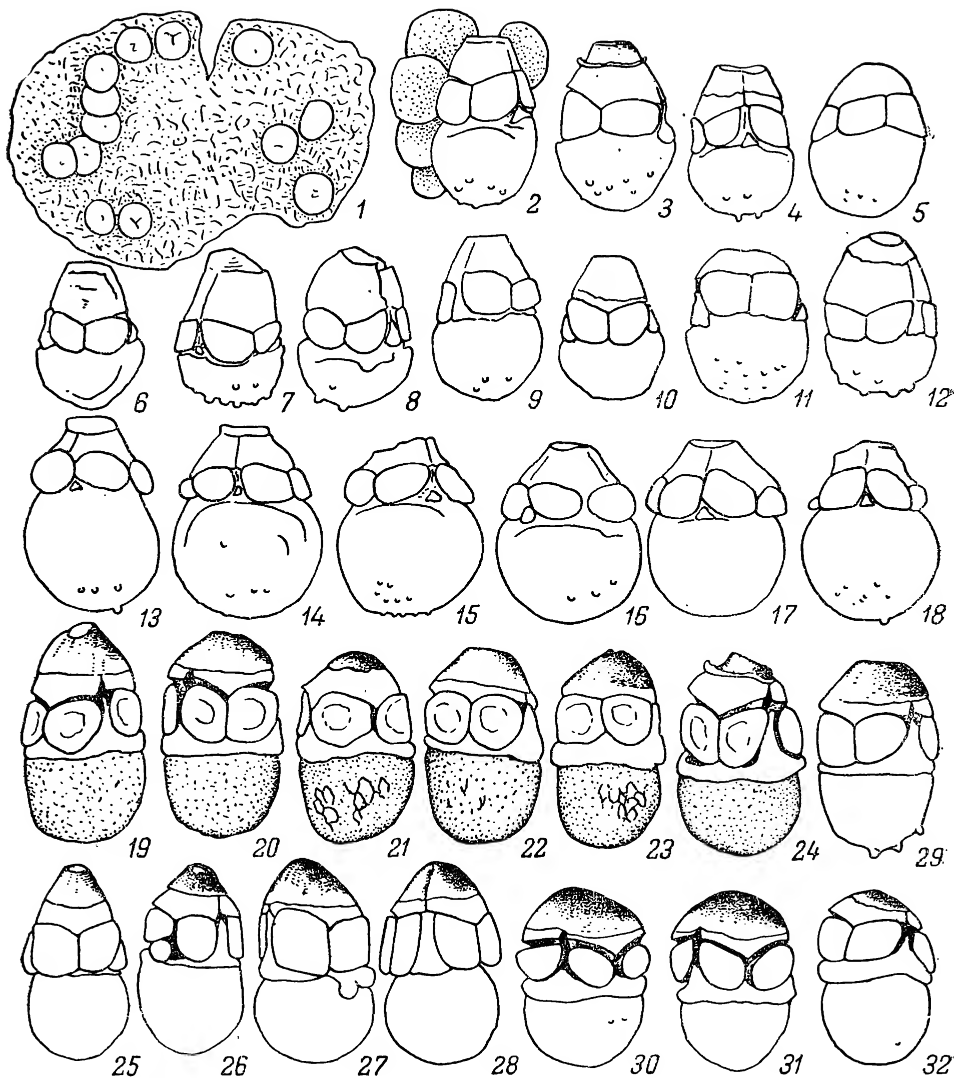


Рис. 1. Массулы (*1*, ×140) и мегаспоры (*2—32*, ×70) *Azolla*.

1—12 — *A. nana* Dorof., Кустанайская обл., Кызбель-тау, олигоцен; *13—18* — *A. turgaica* Dorof., Кустанайская обл., Жаман-Каинды, олигоцен; *19—24* — *A. tymensis* Dorof., Томская обл., Белый Яр, олигоцен; *25—28* — *A. parapinnata* Dorof., Томская обл., Реженка, скв. 17, гл. 10.5, олигоцен; *29—32* — *A. nikitinii* Dorof., Николаевская обл., Демидово, ср. сармат.

Строение ее у вымерших видов неодинаково и более разнообразно, чем у современных видов. У *A. turgaica*, *A. suchorukovii* и *A. tymensis* в оболочке мегаспорангия имеется сеточка жилок, внешне довольно близкая к таковой некоторых *Salvinia*.

У ископаемых видов секции *Rhizosperma* мегаспоры и плавательный аппарат устроены в общем типе как и у современных, но разнообразнее по величине и форме. Поплавки на ископаемых мегаспорах бывают цельными и дробными, когда один или два нормальных поплавка разделены на два и более мелких. Реже у ископаемых группа из трех поплавков замещена одним, похожим на поплавки у видов секции *Azolla*. У части древних видов верхние поплавки незначительно крупнее нижних. У *A. turgaica* верхние поплавки недоразвиты (небольшие, пустотелые, сжатые). Форма и расположение нижних поплавков очень разнообразны. Оторочка, соединяющая концы лучей рубца, у ископаемых более разнообразна. Она бывает тонкой, образованной шелковистой тканью, более толстой и плотной или обильно войлочной. У нескольких видов оторочка образо-

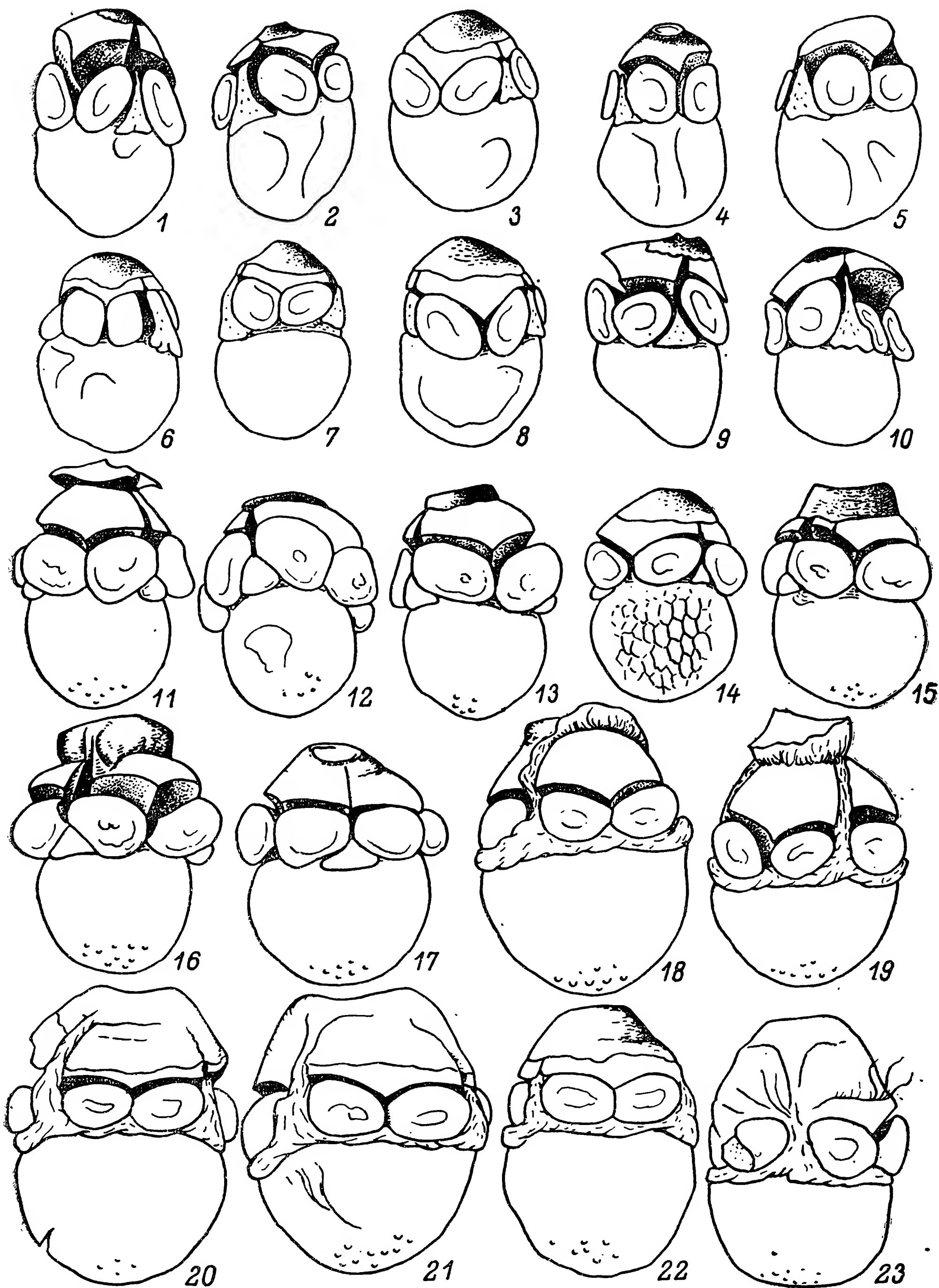


Рис. 2. Мегаспоры *Azolla*, ×70.

1—10 — *A. borysthenica* Dorof., Киевская обл., Вышгород, миоцен; *11—17* — *A. suchorukovii* Dorof., Свердловская обл., Белоярка, олигоцен; *18—23* — *A. sibirica* Dorof., Ханты-Мансийский нац. округ, Малый Атлым, олигоцен.

вана вздувшейся тканью самой мегаспоры и имеет вид валиковидного пояска, напоминающего поясок у видов секции *Azolla*. Разнообразны по величине, форме и по плотности ткани перемычки между парами нижних поплавков. Поверхность периспория ископаемых мегаспор чаще шиповатая или бугорчатая, реже гладкая, но также более разнообразная в сравнении с таковой современных видов.

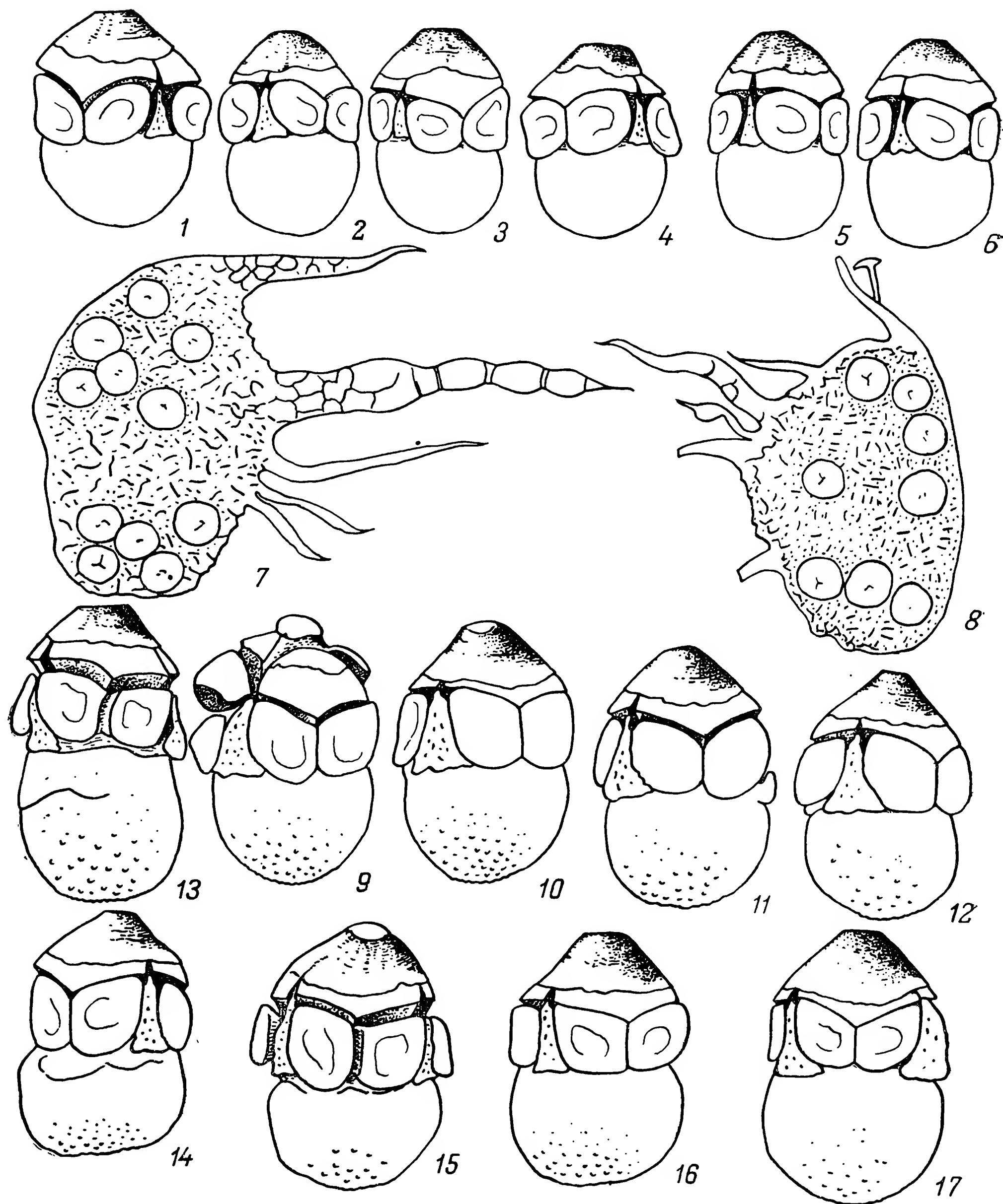


Рис. 3. Массулы (*7*, *8*, ×140) и мегаспоры (*1—6*, *9—17*, ×70) *Azolla*.

1—8 — *A. ventricosa* P. Nikit., Томская обл., Белый Яр, олигоцен; *9—17* — *A. aspera* Dorof. (*9—12* — Томская обл., пос. Прииск, миоцен; *13—16* — Омская обл., Чернолучье, миоцен; *17* — Омская обл., Екатерининское, миоцен).

Для времени от олигоцена до конца плиоцена на территории СССР выявлено 12 видов и 5 разновидностей секции *Rhizosperma*. Виды распределялись по времени (см. таблицу) и по разным областям. По морфологии мегаспор и массул виды разбиваются на более или менее естественные группы. Ранг групп разный (от рода до секции, ряда). Определить его сейчас трудно, так как материала по ископаемым еще мало, но и современные виды изучены плохо: не установлено точно число видов, нет хотя бы удовлетворительных изображений мегаспор разных видов, не изучены их ареалы и не определен ранг современной группы *Rhizosperma* (секция, подрод, род?).

Группы ископаемых видов следующие.

Геологическое распространение представителей секции *Rhizosperma* на территории СССР

	Олигоцен			Миоцен			Плиоцен		
	н.	ср.	в.	н.	ср.	в.	н.	ср.	в.
A. nana Dorof.		—	—						
A. turgaica Dorof.		—	—						
A. tymensis Dorof.			—						
A. parapinnata Dorof.			—						
A. sibirica Dorof.		—							
A. suchorukovii Dorof.		—							
A. ventricosa P. Nikit.			—						
A. borysthenica Dorof.				—	—				
A. aspera Dorof.				—	—	·····			
var. *sulajensis* Dorof.						—			
var. *pulchella* Dorof.						—			
var. *semiaspera* Dorof.						—			
var. *omskiana* Dorof.						—			
A. nikitinii Dorof.						—	·····		
A. parvula Dorof.						—	—	·····	
A. pseudopinnata P. Nikit.								—	—
var. *elegans* Dorof.								—	—

1. Мегаспоры мелкие, верхние поплавки недоразвиты, оболочка мегаспорангия сетчатая, массулы без отростков (*A. turgaica*, *A. nana*, олигоцен, Казахстан).

2. Мегаспоры мелкие с валиковидным пояском (*A. parapinnata*, *A. tymensis*, олигоцен Томской обл., *A. nikitinii*, сармат Причерноморья).

3. Мегаспоры крупные, верхние поплавки незначительно больше нижних, перемычки низкие, из плотной ткани, оболочка мегаспорангия сетчатая (*A. suchorukovii*, олигоцен Зауралья).

4. Мегаспоры наиболее крупные, нижние поплавки небольшие, овальные, горизонтальные, обильный войлок на пояске, перемычках и в пустотах между поплавками (*A. sibirica*, олигоцен севера Зауралья).

5. Мегаспоры небольшие, эллипсоидальные, нижние поплавки небольшие, периспорий ровный (*A. ventricosa*, олигоцен Томской обл.).

6. Мегаспоры средней величины и крупные, эллипсоидальные, нижние поплавки большие, близкие к квадратным, периспорий шиповатый (*A. aspera* и ее разновидности, миоцен Сибири и Европы).

7. Мегаспоры небольшие, неправильные, плавательный аппарат из разновеликих поплавков в нерегулярных группах, периспорий ровный (*A. borysthenica*, нижний миоцен Киевской обл.).

8. Мегаспоры крупные и мелкие, яйцевидные и почти яйцевидные, верхние поплавки значительно крупнее нижних, нижние поплавки скошенные, перемычки широкие и высокие из уплотненной ткани, периспорий шиповатый (*A. parvula*, миоцен и ранний плиоцен Европы, *A. pseudopinnata*, плиоцен Европы и Западной Сибири).

Группы 1—4 и 7 — совершенно исчезнувшие, мегаспор такого типа у современных видов нет. Также исчезнувшую форму воспроизводит описанная из олигоцена Англии *A. prisca* Reid et Chandler (1926 : 40, tab. 1, *14—24*). Мегаспоры ее своеобразны и в общем отвечают признакам секции *Rhizosperma*, но массулы у нее с глохидиями, как у видов секции *Azolla*. Олигоценовая *A. ventricosa* (группа 5) в общем типе сходна с современной *A. nilotica* Decne с Белого Нила (Strasburger, 1873, tab. 7). Мегаспоры *A. aspera* (группа 6) сходны с мегаспорами *A. imbricata* (Roxb.) Nakai с Тайваня (Yu-Feng Shen, 1961). Мегаспоры же современной *A. pinnata* R. Brown из Индии и Мадагаскара (см. рис. 6, *19—21*) ближе к мегаспорам из позднего миоцена типа *A. aspera* var. *pulchella*, чем к мегаспорам самой молодой группы 8.

Отношения между выделенными группами не всегда ясны. Группы 1—3 — слепые ветви: где-то и когда-то возникли, просуществовали в олигоцене Сибири и Казахстана и вымерли, хотя на юге Европы до сармата сохраняется *A. nikitinii* и близкая форма к сибирской *A. tymensis*. Группы 1 и 3 связаны, их объединяет сходство *A. turgaica* и *A. suchorukovii* (сетчатый мегаспорангий, незначительная разница в величине верхних и нижних поплавков), хотя в целом это резко различающиеся виды. Группа 4 (*A. sibirica*), возможно, является исходной для группы 5 (*A. ventricosa*), а последняя в несомненном родстве с группой 6 (*A. aspera*). К концу миоцена *A. aspera* дала веер разновидностей, в основном вымерших, но в целом группа связана с современными *A. imbricata* и *A. pinnata*. Через разновидность *A. aspera* var. *omskiana* группа 6 связана с наиболее молодой группой 8 (*A. parvula*, *A. pseudopinnata*). Последняя группа также является слепой ветвью эволюции. Сформировалась она в Европе и Сибири уже после того, как бо́льшая часть исходных форм здесь вымерла и ушла в далекие убежища третичной флоры. Очень интересно, что в современной флоре (Тайвань, Индия, Мадагаскар, Африка) сохранились не наиболее древние, морфологически наиболее архаичные формы секции, а формы продвинутые, близкие к молодым в основном миоценовым видам европейско-сибирской третичной флоры.

Из стран Западной Европы, кроме упоминавшейся *A. prisca*, известно несколько находок видов секции *Rhizosperma*. Более древняя *A. roemoensis* Bertelsen (1974 : 19, tab. 2, *1—8*) описана из миоцена Дании. Из трех приводимых мегаспор две поврежденные, в том числе и голотип, но в общем это какой-то вид из группы *A. aspera*. Больше недоразумений с *A. tegeliensis* Florschütz (1938 : 935, tab. 20, *3*), описанной из плиоцена Тегелена в Голландии. Вид этот неясен из-за самого общего описания и плохого изображения только одной мегаспоры, по-видимому, вываренной в щелочи, поэтому несколько деформированной и слегка просвечивающей. Мегаспора эта широкояйцевидная, нижние поплавки у нее небольшие, придавленные верхними, а периспорий, как пишет Флоршютц, гладкий, т. е. в целом воспроизводится древний тип, более отвечающий современному *A. nilotica*. Приводимые же под названием *A. tegeliensis* мегаспоры, в том числе и из окрестностей Тегелена (Kempf, 1969, tab. 43, *1—3*) и из плейстоценовых отложений из скважины, пробуренной в Северном море к западу от Дании (Bertelsen, 1972 : 136, tab. 2, *1*, *2*, tab. 3, *1*), очень сходны с мегаспорами *A. pseudopinnata* из плиоцена Русской равнины. К сожалению, мегаспоры из Тегелена, приводимые Кемпфом, — не голотип и происходит он не из типового местонахождения, поэтому отношение *A. tegeliensis* и *A. pseudopinnata* остаются неясными. Не исключено, что это два самостоятельных вида, из них первый — более древний.

Azolla turgaica Dorof. sp. nov.

(рис. 1, *13—18*; рис. 7, *13—20* — см. вклейку)

1959a. Дорофеев, Бот. ж., 44, 12: 1760, табл. 2, *15*, *16*, *20—26*, designat. typi omissa.

Голотип: Кустанайская обл., Жаман-Каинды у пос. Эмбеши, олигоцен, БИН № 543-1, рис. 1, *15*, рис. 7, *16*.

Мегаспоры 0.33—0.42×0.26—0.32 мм, яйцевидные, широкие. Плавательный аппарат низкий. Верхние поплавки плоские, неправильные, едва больше нижних, равны им или мельче их. Нижние поплавки овальные, разновеликие, редко дробные. Перемычки низкие, треугольные, иногда отсутствуют. Периспорий матовый или шероховатый, с редкими бугорками. Оболочка мегаспорангия светлая, сетчатая. Массулы мелкие, без отростков, в тетрадах, реже в обломках мегасорусов.

Для вида характерны сетчатый мегаспорангий, раздутая нижняя часть мегаспор, недоразвитые верхние поплавки, непостоянные, низкие, треугольные перемычки. Экземпляры типовой коллекции, приводившиеся

под тем же названием (Дорофеев, 1959а, табл. 2, *17—19*), отличаются от типичных более узкой формой, вполне развитыми верхними поплавками и относятся к особому виду.

Azolla nana Dorof. sp. nov.
(рис. 1, *1—12*; рис. 7, *1—12*)

1959а. Дорофеев, Бот. ж., 44, 12 : 1758, табл. 2, *20—26*, designat. typi omissa.
1955б. *A. nikitinii*, Дорофеев, Мат. по истории фауны и фл. Казахстана, I : 119, табл. 1, *8—11*.

Голотип: Кустанайская обл., Кызбель-тау, олигоцен, БИН, № 542-1, рис. 1, *2*, рис. 7, *1*.

Мегаспоры 0.8—0.4×0.22—0.29 мм, яйцевидные, чаще продолговатые, не очень правильные. Верхние поплавки тонкие, крупнее нижних. Нижние поплавки прямоугольные и квадратные, неправильные, также тонкие. Перемычки высокие и узкие, реже широкие. Периспорий матовый или шероховатый, с редкими бугорками. Массулы небольшие, без отростков.

От мегаспор *A. turgaïca* описываемые отличаются меньшей величиной, продолговатой формой, более крупными верхними поплавками.

Azolla tymensis Dorof. sp. nov.
(рис. 1, *19—24*; рис. 7, *31—36*)

Голотип: Томская обл., Белый Яр, олигоцен, БИН № 519-15, рис. 1, *23*, рис. 7, *35*.

Мегаспоры 0.4—0.46×0.25—0.27 мм, эллипсоидальные, продолговатые, реже яйцевидные, неправильные. Верхние поплавки небольшие. Нижние поплавки крупные, 4—5-угольные и почти округлые, неправильные, светло-коричневые до желтых. Перемычки небольшие, треугольные, вверху выклинивающиеся. Поясок валиковидный, неровный, под перемычками утолщенный, местами разорван, красновато-коричневый. Оболочка мегаспорангия темная, буроватая, местами с сеточкой жилок, поверхность неровная, с бахромчатыми бугорками. Пустоты между поплавками внутри заполнены обильным войлоком. Массулы отсутствуют.

Очень своеобразный вид, редко представленный в коллекциях из томского олигоцена. Близкие мегаспоры редко встречаются и в сармате Ростовской обл.

Azolla parapinnata Dorof. sp. nov.
(рис. 1, *25—28*; рис. 7, *27—30*)

1963. Дорофеев, Трет. фл. Зап. Сибири : 75, рис. 9, *3*, *4*, designat. typi omissa.

Голотип: Томская обл., Реженка, скв. 17, гл. 10.5, олигоцен, БИН № 516-1, рис. 1, *25*, рис. 7, *27*.

Мегаспоры 0.42—0.45×0.25—0.27 мм, яйцевидные, продолговатые. Верхние поплавки небольшие, почти равны нижним. Нижние поплавки крупные, правильные, в скошенных парах, редко дробные, неправильные. Перемычки узкие, основания их переходят в поясок, расширенный в местах у перемычек и почти выклинивающийся на стыке парных поплавков. Периспорий серовато-коричневый, матовый, с редкими, небольшими, слегка бахромчатыми бугорками.

Мегаспоры этого вида близки к таковым *A. tymensis*, но отличаются правильным плавательным аппаратом с регулярными поплавками и более узким пояском.

Azolla nikitinii Dorof.

(рис. 1, *29—32*; рис. 7, *21—26*)

1955а. Дорофеев, Тр. БИН, сер. I, вып. 11 : 150, табл. 2, *1—10*.
1958. Łańcucka-Środoniowa, Acta biol. crakow. : 20, tab. 4, *19—22*, tab. 5, *34—36*.
1959а. Дорофеев, Бот. ж., 44, 12 : табл. 2, *1—6*.
1959б. Дорофеев, Пробл. бот., 4 : 162, табл. 2, *6—10*.

Голотип: Николаевская обл., Демидово, ср. сармат, БИН № 434-1, рис. 1, *30*, рис. 7, *21*.

Мегаспоры 0.32—0.4×0.22—0.25 мм, эллипсоидальные, реже яйцевидные и обратнояйцевидные, неправильные, очень разнообразные даже в типовой коллекции. Верхние поплавки крупнее нижних или равны им. Нижние поплавки овальные или 4-угольные, неправильные, нередко дробные. Перемычки узкие, нерегулярные. Поясок валиковидный, неровный, местами выклинивающийся и плавно сливающийся с перемычками. Периспорий с редкими большими бугорками.

Своеобразный вид, характерный для причерноморских, сарматских и понтических флор.

Azolla suchorukovii Dorof.

(рис. 2, *11—17*; рис. 8, *11—16* — см. вклейку)

1968а. Дорофеев, Палеонтол. ж., 2 : 112, табл. 17, *5—8*, рис. 1, *а—к*.

Голотип: Свердловская обл., Белоярка, олигоцен, БИН № 511-2, рис. 2, *16*, рис. 8, *11*.

Оболочка мегаспорангия сетчатая. Мегаспоры 0.45—0.55×0.35—0.45 мм, эллипсоидальные, сильно стянутые в пояске. Плавательный аппарат полушаровидный или шлемовидный, раздутый, нависает над телом самой мегаспоры. Нижние поплавки немного мельче верхних, выпуклые. Перемычки треугольные, выпуклые, из плотной ткани. Периспорий с редкими бугорками.

Вид характерен для олигоцена р. Тавды (Белоярка, Антропово, Нижняя Пристань).

Azolla sibirica Dorof sp. nov.

(рис. 2, *18—23*; рис. 8, *17—21*)

1959а. Дорофеев, Бот. ж., 44, 12 : 1760, табл. 2, *15—26*, designat. typi omissa.
1962. Дорофеев, Тр. СНИИГГИМС, 22 : 374, рис. 68, designat. typi omissa.
1963. Дорофеев, Трет. фл. Зап. Сибири : 72, рис. 8, *1—6*, designat. typi omissa.
1965. A. ventricosa, Никитин, Аквит. фл. Лагерн. Сада: 46, табл. I, *3*, *4*.

Голотип: Ханты-Мансийский нац. округ, Малый Атлым, олигоцен, БИН № 510-1, рис. 2, *21*, рис. 8, *21*.

Мегаспоры 0.55—0.67×0.45—0.55 мм, эллипсоидальные. Нижние поплавки значительно мельче верхних, овальные, почти горизонтальные. Перемычки из первично плотного, позднее разрыхляющегося войлока. Такой же войлок залегает на пояске и заполняет пустоты между поплавками и под колпачком. Периспорий с большими бугорками.

Своеобразный вид, отличающийся крупными и сильно опушенными мегаспорами. Характерен для олигоцена низовий р. Оби (атлымская свита).

Azolla ventricosa P. Nikit. sp. nov.

(рис. 3, *1—8*; рис. 9, *1—5* — см. вклейку)

1959а. Дорофеев, Бот. ж., 44, 12 : табл. I, *11—13*, *16*, sine descr.
1962. Дорофеев, Тр. СНИИГГИМС, 22 : 374, рис. 69, designat. typi amissa.
1963. Дорофеев, Трет. фл. Зап. Сибири: 73, рис. 9, *11—13*, designat. typi omissa.
1965. Никитин, Аквит. фл. Лагерн. Сада : 44, табл. I, *2*.

Голотип: Томская обл., Белый Яр, олигоцен, БИН № 519-14, рис. 3, *2*, рис. 9, *2*.

Мегаспоры 0.41—0.5×0.3—0.37 мм, эллипсоидальные, короткие, иногда близкие к шаровидным. Нижние поплавки крупные, прямоугольные и почти квадратные, слабо скошенные. Перемычки широкие и высокие из легко разрыхляющейся до слабого войлока ткани; иногда та же ткань имеется на пояске, под колпачком и между поплавками. Периспорий почти и совсем ровный. Массулы с септированными отростками, редко концы их слабо разветвлены.

Вид очень характерен для олигоцена Томской обл., редко встречается и в раннем миоцене. Этому виду вполне отвечает одна мегаспора из Лагерного Сада в Томске (Никитин, 1965, табл. I, *2*). Мегаспоры же из олигоцена р. Казым, описанные как типовые для *A. ventricosa* (Никитин, 1965 : табл. I, *3*, *4*), относятся к *A. sibirica*.

Azolla aspera Dorof. sp. nov.

(рис. 3, *9—17*; рис. 4, *1—25*; рис. 9, *6—22*; рис. 10, *1—25* — см. вклейку)

1963. Дорофеев, Трет. фл. Зап. Сибири : 75, рис. 10, *1—8*, designat. typi omissa. — 1966а. Дорофеев, Бот. ж., 51, 10 : рис. 1, *9—12*, sine descr. — 1969. Дорофеев, Миоценов. фл. Мамонт. горы: 34, рис. 4, *7—10*, designat. typi omissa.

1955в. *Azolla ventricosa* Nikit. var. aspera Dorof., Дорофеев, ДАН СССР, 102, 6: рис. 1, *в*, *г*, sine descr. — 1962. Дорофеев, Тр. СНИИГГИМС, 22 : 375, рис. 70, designat. typi omissa.

1959а. *Asolla ventricosa*, Дорофеев, Бот. ж., 44, 12 : рис. 1, *14*, *15*, sine descr. — 1959б. Дорофеев, Пробл. бот. 4 : 163, табл. 2, *3—5*.

Голотип: Томская обл., пос. Прииск на р. Большая Юкса, миоцен, БИН № 506-1, рис. 3, *11*, рис. 9, *18*.

Мегаспоры типовой коллекции (рис. 3, *9—12*, рис. 8, *15—18*) 0.55—0.57×0.35—0.4 мм, эллипсоидальные, широкие, с параллельными боками. Нижние поплавки большие, высокие, слабо скошенные. Перемычки внизу широкие, кверху суженные, но видны еще на стыках верхних поплавков, нижние концы перемычек заходят под нижние поплавки, иногда прослеживаются по всему пояску. Периспорий обильно шиповатый.

Мегаспоры такого типа известны с территории от Новосибирских островов и Алдана до Прибалтики и Закарпатья. Встречаются во всех горизонтах миоцена. Мегаспоры разных коллекций очень изменчивы, поэтому *A. aspera* — широкий и несомненно сборный вид. Но доказать самостоятельность уже выделенных из *A. aspera* видов трудно, так как признаки каждого намечаемого вида нерезкие, иногда заходят, а во многих коллекциях одновременно представлено несколько форм. Но некоторые обособленные коллекции мы опишем в качестве разновидностей.

Var. sulajensis Dorof. var. nov. (рис. 4, *11—15*, рис. 10, *1—10*). Ранее приводилась в качестве особого вида (Дорофеев, 1968б. Укр. бот. ж., 25, 6 : 69, рис. 1, *10—14*, рис. 3, *1—3*).

Голотип: Полтавская обл., Лохвица, скв. 5801, гл. 92—93, миоцен, БИН № 437-2, рис. 4, *12*, рис. 10, *1*.

Мегаспоры 0.45—0.55×0.32—0.4 мм, яйцевидные, реже эллипсоидальные, короткие. Верхние поплавки не очень большие, три вместе суженные, слегка оттянутые. Нижние поплавки большие, близкие к квадратным. Перемычки узкие, ткань их рыхлая, нередко концами заходит под нижние поплавки в виде широкой полоски по всему пояску. Периспорий коричневый, шиповато-бугорчатый. Оболочка мегаспорангия тонкая, коричневая, полупрозрачная.

Var. pulchella Dorof. var. nov. (рис. 4, *16—20*; рис. 9, *6—10*). Ранее приводилась в качестве особого вида (Дорофеев, 1969, Миоценов. фл. Мамонт. горы : 35, рис. 4, *11—14*).

Голотип: Омская обл., Лежанка, миоцен, БИН № 521-2, рис. 4, *17*, рис. 9, *7*.

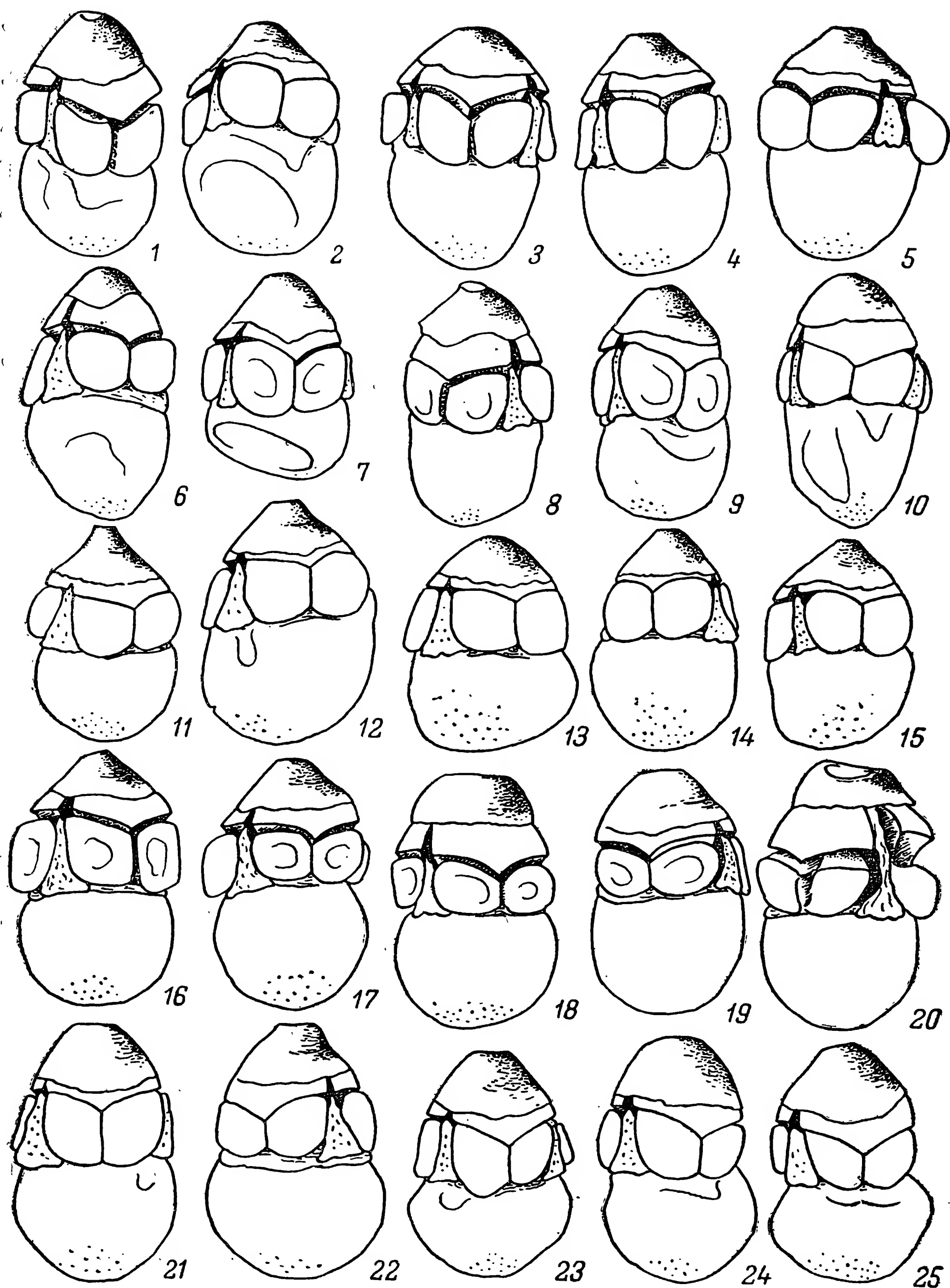


Рис. 4. Мегаспоры разновидностей *Azolla aspera* Dorof., ×70.

1—10 — var. *semiaspera* Dorof. (*1—5* — Омская обл., Исаковка, миоцен; *6—10* — Ростовская обл., Багаевская, скв. 12601-б, гл. 24—25, сармат); *11—15* — var. *sulajensis* Dorof., Полтавская обл., Лохвица, скв. 5801, гл. 92—93, миоцен; *16—20* — var. *pulchella* Dorof., Омская обл., Лежанка, миоцен; *21—25* — var. *omskiana* Dorof., Омская обл., Карташево, миоцен.

Мегаспоры 0.5—0.6×0.32—0.37 мм, эллипсоидальные, узкие. Плавательный аппарат низкий, полушаровидный. Нижние поплавки небольшие, в основном горизонтальные. Перемычки узкие, заходят под нижние поплавки, часто по всему пояску, нередко разделяют стыки между верхними поплавками, ткань их рыхлая, до войлочной. Периспорий светлый, шиповато-бугорчатый. Оболочка мегаспорангия плотная, кофейно-коричневая, с неровной, слегка бахромчатой поверхностью.

Var. semiaspera Dorof. var. nov. (рис. 4, *1—10*, рис. 10, *11—25*).

Голотип: Омская обл., Исаковка, миоцен, БИН № 522-2, рис. 4, *2*, рис. 10, *25*.

Мегаспоры 0.45—0.57×0.32—0.37 мм, эллипсоидальные, чаще короткие, широкие. Нижние поплавки не очень большие, скошенные и почти горизонтальные. Перемычки узкие, ткань их рыхлая, шелковистая, заходит узкой полоской на поясок. Периспорий светлый, матовый, слабо шиповатый и почти ровный. Оболочка мегаспорангия тонкая, красновато-коричневая, полупрозрачная.

Часть экземпляров типовой коллекции почти невозможно отличить от *A. ventricosa*, но большинство сильно отклоняется в сторону *A. aspera*: мегаспоры крупнеют, слегка удлиняются, увеличиваются нижние поплавки, периспорий становится шиповатым. В соседних и одновозрастных отложениях по Иртышу (Чернолучье, Карташево) мегаспоры этой разновидности единичны. Очень сходные мегаспоры встречаются в сармате низовьев Дона.

Var. omskiana Dorof. var. nov. (рис. 4, *21—25*, рис. 12, *20—24*).

Голотип: Омская обл., Карташево, миоцен, БИН № 523-1, рис. 4, *21*, рис. 12, *24*.

Мегаспоры 0.48—0.6×0.32—0.37 мм, яйцевидные, реже почти эллипсоидальные, узкие. Нижние поплавки чаще мелкие, овальные, скошенные, но бывают довольно большими, высокими, слабо скошенными. Перемычки широкие, плотные, основания их переходят на поясок. Периспорий у большинства экземпляров обильно бугорчатый, но иногда бугорки мелкие и только в основании. Оболочка мегаспорангия красновато-коричневая, тонкая, полупрозрачная, у немногих она утолщена более плотной бурой корочкой оболочки мегасоруса.

В типовой коллекции мегаспоры этой разновидности сопровождаются массой мегаспор var. *pulchella*, от которой описываемые отличаются суженной и удлиненной верхушкой, более высокими верхними поплавками, сильнее скошенными нижними поплавками и более тонкой оболочкой мегаспорангия. Var. *omskiana* фиксирует переход от группы *A. aspera* к группе *A. parvula* и *A. pseudopinnata*. Мегаспоры первой мельче. Мегаспоры второй крупнее, сильнее сужены к верхушке, с более гладким периспорием.

Azolla borysthenica Dorof. sp. nov.

(рис. 2, *1—10*; рис. 8, *1—10*)

Голотип: Киевская обл., Вышгород, н. миоцен, БИН № 444-1, рис. 2, *3*, рис. 8, *4*.

Мегаспоры 0.37—0.57×0.3—0.37 мм, яйцевидные и эллипсоидальные, много неправильных. Нижние поплавки разнообразны по величине и форме, у многих почти равны верхним, округлые или овальные, горизонтальные или угловатые, в скошенных парах. Перемычки высокие, широкие, ткань их уплотненная. Периспорий ровный, матовый, темно-коричневый.

Очень интересный вид, отличающийся неправильной общей формой и разнообразием формы нижних поплавков.

Azolla parvula Dorof. sp. nov.

(рис. 5, *1—24*; рис. 11, *1—33* — см. вклейку)

1968б. Дорофеев, Укр. бот. ж., 25, 6 : 70, рис. 1, *7—9*, рис. 3, *4—6*, designat. typi omissa.

Голотип: Полтавская обл., Лохвица, скв. 5801, гл. 60—61, миоцен, БИН № 437-3, рис. 5, *2*, рис. 11, *1*.

Мегаспоры 0.4—0.48×0.27—0.3 мм, яйцевидные и почти эллипсоидальные. Плавательный аппарат суженный и оттянутый, верхние поплавки крупные, нижние мелкие, овальные, узкие, почти горизонтальные.

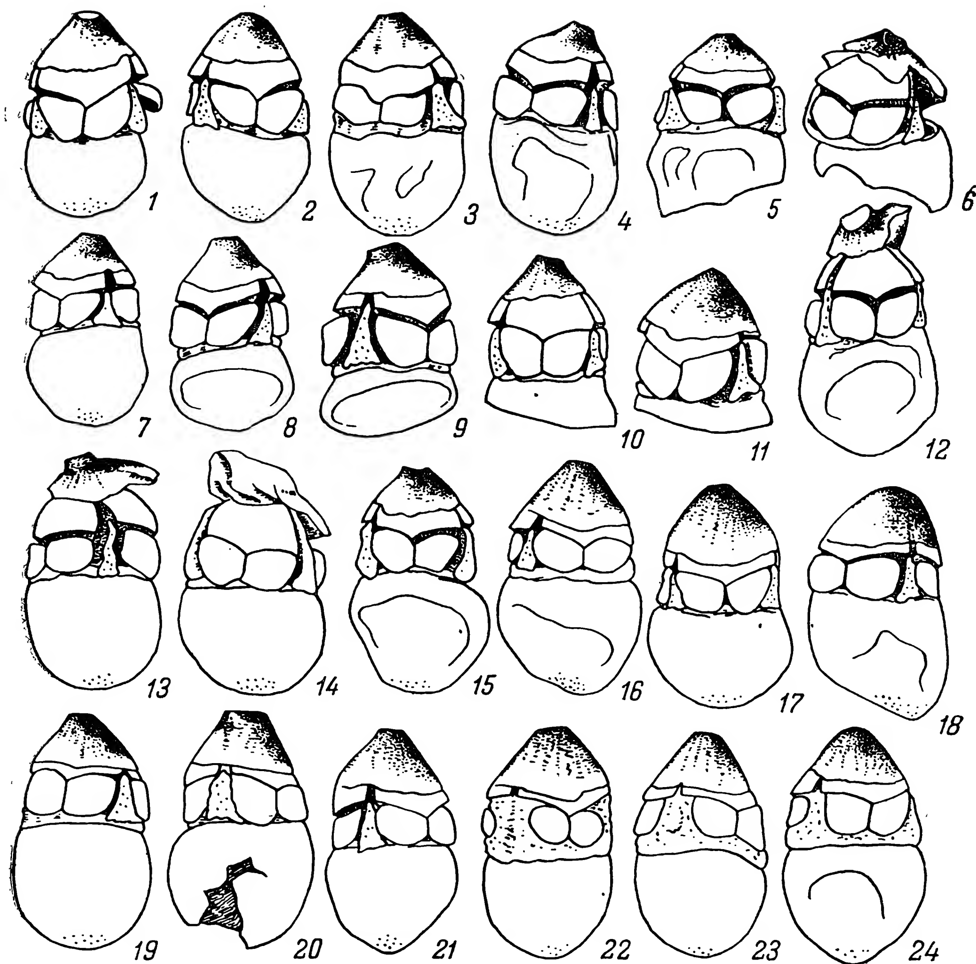


Рис. 5. Мегаспоры *Azolla parvula* Dorof., ×70.

1—11 — Полтавская обл., Лохвица, скв. 5801, гл. 60—61, миоцен; *12—15* — Литва, Даумантай, плиоцен; *16—18* — Ростовская обл., Большая Орловка, скв. 7252, гл. 39—40, сармат; *19, 20* — Ростовская обл., Большая Орловка, скв. 7446, гл. 52—53, сармат; *21* — Гомельская обл., Люденевичи, скв. 137, гл. 47—48, плиоцен; *22—24* — Гомельская обл., Мозырь, скв. 75, гл. 27—27.5, миоцен.

Перемычки широкие, высокие, из уплотненной и рыхлой ткани. Периспорий шиповато-бугорчатый.

Вид, близкий к *A. pseudopinnata*, но более древний, начинающий историю в сармате, характерен для переходных от миоцена к плиоцену слоев, но встречается и в настоящем плиоцене. Иногда оба вида встречаются вместе. В сравнении с *A. pseudopinnata* описываемые мельче, более продолговатые, параллельно-крайные, без резкой перетяжки в пояске, нижние поплавки у них мельче, ближе к овальным, слабее скошены, с более рыхлой тканью на пояске.

Azolla pseudopinnata P. Nikit.

(рис. 6, *1—18*; рис. 12, *1—19* — см. вклейку)

1956. Дорофеев, Сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рожд. : 174, табл. I, *5*, *6*.
1957. Никитин, Плиоценов. и четверт. фл. Воронежск. обл. : 89, табл. I, *12*, *13*.
1966б. Дорофеев. Плиоценов. фл. Матанова Сада: 41, рис. 1, *1—11*.

Голотип: Воронежская обл., Кривоборье, плиоцен, БИН № 480-7, рис. 6, *5*, рис. 12, *2*.

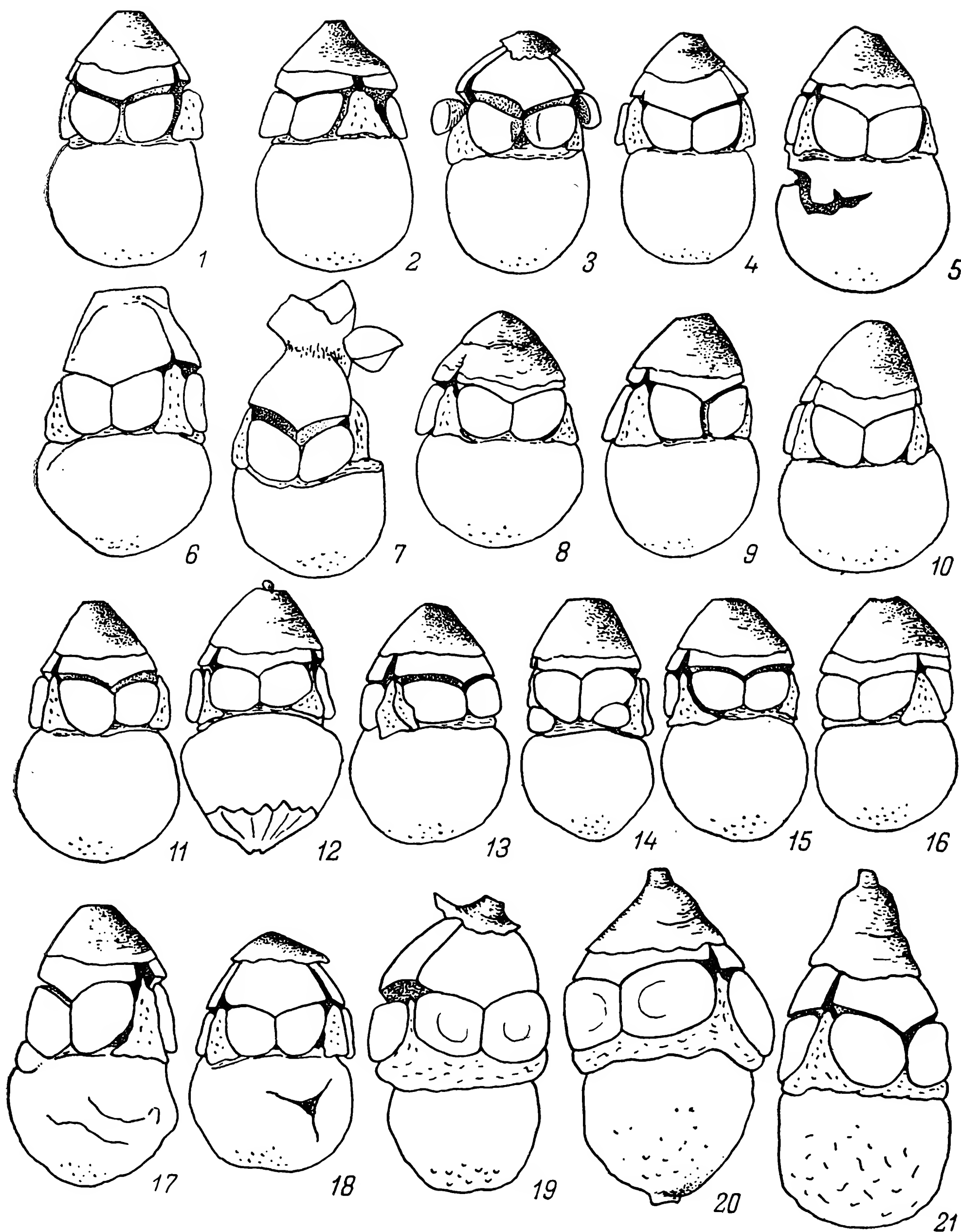


Рис. 6. Мегаспоры *Azolla*, ×70.

1—18 — *A. pseudopinnata* P. Nikit. (*14—16* — var. *elegans* Dorof.; *1—5* — Воронежская обл., Кривоборье, плиоцен; *6—10* — Ростовская обл., Матанов Сад, плиоцен; *11—16* — Гомельская обл., Холмеч, плиоцен; *17*, *18* — Татария, Камские Поляны, скв. 2001, гл. 42—43, плиоцен); *19—21* — *A. pinnata* R. Brown, современные (*19*, *20* — Индия, *21* — о. Мадагаскар).

Мегаспоры типовой коллекции 0.55—0.6×0.32—0.37 мм, яйцевидные. Нижние поплавки большие, скошенные. Перемычки широкие. Периспорий шиповатый.

Вид широко распространен в плиоцене Русской равнины, но довольно изменчив. Ближе к типичным мегаспоры из восточных областей, где они несколько крупнее. В западных областях к типичным примешиваются более мелкие, эллипсоидальные, которые отнесем к разновидности var. *elegans* Dorof. var. nov.

Голотип: Гомельская обл., Холмеч, плиоцен, БИН № 492—11, рис. 6, *15*, рис. 12, *12*. Мегаспоры этой разновидности (рис. 6, *14—16*,

рис. 12, *11—13*) 0.42—0.55×0.3—0.32 мм, небольшие, узкие, почти параллельно-крайные, нижние поплавки небольшие, близкие к квадратным, слабо скошенные, иногда дробные, перемычки широкие, из рыхлой ткани, заходящие на поясок, местами эта же ткань легкой паутинкой распространяется и по поверхности периспория. Мелкие бугорки только в основании.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. 1955а. Сарматские растения с рек Тилигула и Южного Буга. Тр. БИН АН СССР, сер. I, вып. 11. — 1955б. К палеокарпологическим исследованиям третичной флоры Казахстана. Мат. по истории фауны и флоры Казахстана, I. — 1955в. Ископаемая флора с реки Большой Юксы в Западной Сибири. ДАН СССР, 102, 6. — 1956. О плиоценовой флоре Нижней Камы. Сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — 1959а. О новых видах *Azolla* для третичной флоры СССР. Бот. ж., 44, 12. — 1959б. Материалы к познанию миоценовой флоры Ростовской области. Пробл. бот., 4. — 1962. Мегаспоры, семена и плоды из третичных отложений Западной Сибири. Тр. СНИИГГИМС, 22. — 1963. Третичные флоры Западной Сибири. — 1966а. О миоценовой флоре из окрестностей с. Юровского на Иртыше. Бот. ж., 51, 10. — 1966б. Плиоценовая флора Матанова Сада на Дону. — 1968а. Об олигоценовой флоре Зауралья. Палеонтол. ж., 2.— 1968б. Про мегаспори *Salvinia*, *Azolla* та *Pilularia* із неогенових відкладів України. Укр. бот. ж., 25, 6. — 1969. Миоценовая флора Мамонтовой горы на Алдане. — 1979. К систематике третичных *Azolla* Lam. секции *Azolla* Lam. Бот. ж., 64, 9.

Никитин П. А. 1957. Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области. — 1965. Аквитанская семенная флора Лагерного Сада (Томск).

Bertelsen F. 1972. *Azolla* species from the Pleistocene of the Central North Sea areal. Grana, 12. — 1974. The Late Tertiary *Azolla* species from Rømø SW Denmark. Denmarks geol. undersøg.

Florschütz F. 1938. Die beide *Azolla* — Arten des niederländischen Pleistozän. Recl. trav. bot. neerl., 35.

Kempf E. K. 1969. Elektronmikroskopie der Megasporen von *Azolla tegeliensis* aus dem Altpleistozän der Niederlande. Palaeontographica, 123, B.

Łańcucka-Środoniowa M. 1958. *Salvinia* i *Azolla* w miocenie Polski. Acta biol. cracowiensia, ser. bot., 1.

Reid E. M., M. B. J. Chandler. 1926. The Bembridge flora. Catal. of Cainoz. plants, 1.

Strasburger E. 1873. Über *Azolla*.

Yu-Feng Shen E. 1961. Concerning *Azolla imbricata*. Amer. fern Journ., 51.3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 IX 1979 г.

SUMMARY

Twelve species and five varieties of rhizospermoid *Azolla* from the Oligocene, Miocene and Pliocene of the U. S. S. R. are described. On the morphology of megaspores the species are divided in eight groups. The most part of these groups are perfectly extinct forms. Only some young groups have some relation to recent species.

УДК 581.9 : 632.937.2

Ю. А. Злобин

О НЕРАВНОЦЕННОСТИ ОСОБЕЙ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ РАСТЕНИЙ

YU. A. ZLOBIN. ON THE UNEQUIVALENCE OF THE INDIVIDUALS IN PLANT COENOPOPULATIONS

Рассматриваются предпосылки возникновения и формы проявления неравноценности особей в ценопопуляциях растений. Вводится понятие онтогенетической тактики как способа реализации стратегии онтогенеза в фитоценотических условиях. Предлагаются модели типов онтогенетической тактики, позволяющие с единых позиций оценивать изменчивость и дифференциацию особей растений.

Особи растений — первичные элементы структуры растительных сообществ

Если обратиться к истории фитоценологии, то можно видеть, что на разных этапах ее развития основной объект этой науки — фитоценоз — изучался преимущественно на каком-то одном из многих возможных уровней его познания. Для современной фитоценологии характерно исследование растительных сообществ на своего рода «молекулярном уровне», когда основные прогрессивные концепции связаны с расшифровкой структурно-функциональной значимости таких элементарных подсистем сообщества, как ценоячейка, ценоквант, консорция, ценопопуляция. В соответствии с современными тенденциями развития фитоценологии на первый план выдвигается и исследование особей: и как частей видов или ценопопуляций, и как структурно-функциональных единиц фитоценозов. В этой связи уместно отметить, что, по В. И. Вернадскому (1978, с. 273), раздробленность живой материи на особи «является самой характерной ее особенностью».

Особи признаются наименьшими неделимыми единицами сообществ как в их классических определениях (Сукачев, 1910), так и в современных (Берман, Виленкин, 1975). Именно особи растений в форме экоидов (Negri, 1970) формируют ценоячейки (Ипатов, 1966), которые в качестве первичных элементов и составляют структуру сообщества, как бы расширенно ни трактовалось это последнее понятие. Позиция любого автотрофного вида в ценозе обусловлена долей участия его особей в построении фотосинтетической поверхности и непосредственно зависящей от нее поверхности жизнедеятельных корней. Архитектоника взаимного расположения фотосинтезирующих органов растений является основной определяющей для таких категорий структуры растительных сообществ, как физиологическая [1] и функциональная,[2] и при их анализе должна учитываться в первую очередь. В противоположность этому скелетные части растений играют

[1] Под физиологической структурой понимается распределение во времени и пространстве физиологических функций различных особей и их органов (Ниценко, 1973).

[2] Под функциональной структурой понимается система связей и взаимоотношений между разными популяциями в сообществе (Беклемишев, 1960).

заметную роль в определении пространственной структуры сообществ, которая представляет собой видимое проявление системы внутренних связей между компонентами ценоза.

Предпосылки возникновения неравноценности особей

Равное участие всех особей того или иного вида в построении физиологической структуры фитоценоза было бы возможным в случае их полной идентичности. Фактически такой равноценности особей нет. Варьирование строения и свойств особей в пределах ценопопуляций в настоящее время общеизвестно, хотя и не получило оценки с точки зрения структуры и функционирования как фитоценоза в целом, так и его отдельных подсистем. В подавляющем большинстве геоботанических работ по исследованию продуктивности растительного покрова и его структуры исходная неравноценность особей обычно недооценивается или полностью игнорируется. Фактический материал о разных уровнях жизненного состояния особей, накопленный физиологами и лесоводами, до последнего времени не оказывал заметного влияния на фитоценологические концепции.

Неравноценность особей в ценопопуляциях возникает в результате разных причин.

Во-первых, она может быть следствием различия возрастных состояний особей ценопопуляции. Гетерогенность ценопопуляций по возрастному состоянию особей была показана в трудах Т. А. Работнова (1945, 1950, 1977), а ее смысл для развития ценопопуляций установлен А. А. Урановым и его сотрудниками (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1977).

Во-вторых, неравноценность особей вида в фитоценозах является результатом формирования популяции из генетически неоднородного материала, что проявляется в форме генетического полиморфизма. Тот или иной уровень генетической неоднородности особей в ценопопуляциях можно рассматривать как необходимое условие жизнеспособности вида в обстановке меняющейся среды обитания и его прогрессивной микроэволюции (Тимофеев-Ресовский, 1958). Основанием для априорного суждения о высоком уровне генетической неоднородности ценопопуляций является то, что с позиций фитоценологии ценопопуляция определяется как «полная совокупность особей вида в пределах контура фитоценоза» (Любарский, 1975, с. 6), поэтому существование в ценопопуляциях генетически обособленных групп особей будет тем более вероятным, чем в большей степени комплексный, мозаичный характер будет иметь фитоценоз, в котором эта ценопопуляция выделяется.

С точки зрения фитоценотической проблематики не менее существенным является третий тип гетерогенности, связанный с изменением морфоструктуры и уровня физиологических процессов особей под действием экологических и фитоценотических факторов. Эколого-фитоценотическая обстановка, варьируя от места к месту и накладываясь на исходную разнокачественность диаспор, приводит к изменениям жизненного состояния особей растений, так как одни из них получают бо́льшие, другие меньшие возможности для реализации онтогенетической программы роста и развития. Такие группы особей будут отличаться друг от друга уровнем физиологических процессов, морфологической структурой, а также общим развитием как в вегетативной, так и в генеративной сферах. В. Н. Сукачев (1915) описываемое явление называл дифференциацией особей.

Таким образом, для любой ценопопуляции могут быть построены три типа спектров, отражающих основные виды неоднородности особей в ней: а) спектр форм генотипической дифференциации, б) спектр возрастных состояний и в) спектр жизненных состояний. Возрастные спектры имеют ценность только в случае их построения для генетически однородной популяции, а спектры жизненных состояний особей имеют смысл только для групп особей, находящихся в одном возрастном состоянии.

Вопрос о дифференциации особей широко обсуждался в биологической литературе с позиций оценки ее роли для внутривидовых отношений (Сукачев, 1941, 1953; Агаев, 1978) и как фактор видообразования (Завадский, 1961, 1968). Значение неравноценности особей по их жизненному состоянию для формирования ценоячеек и всей системы фитоценотических связей до сих пор остается мало изученным.

Формы проявления неравноценности особей

Во всех трех типах спектров внешним проявлением неравноценности особей ценопопуляции является различие их морфологической структуры. Методика выявления различий морфологической структуры особей, связанных с прохождением ими этапов онтогенеза, отработана достаточно тщательно (Бельская, 1949, и др.). В настоящем исследовании она была использована для получения выборок особей, равноценных по возрастному состоянию. Но этого нельзя сказать о методах разграничения типов морфоструктуры, обусловленных, с одной стороны, генотипическим полиморфизмом и с другой — разным жизненным состоянием особей. Генотипический полиморфизм может быть выявлен только специальными генетическими методами. Рекомендуемые для этой цели приемы, основанные на установлении двух- и многовершинности или асимметричности кривых распределений (Ригер, Михаэлис, 1967), неэффективны. Как будет показано ниже, асимметричные, дву- или многовершинные кривые распределения для ряда морфологических параметров наблюдаются в пределах генетически однородных менделевских популяций в случае гетерогенного жизненного состояния особей в таких популяциях.

Действительно, при исследовании особей растений в посеве люцерны *Medicago sativa* L. (сорт Зайкевича), который был произведен в один срок семенами 1-го класса при ширине междурядий в 15, 45 и 60 см, было выявлено, что в одном и том же возрастном состоянии — в фазе цветения — кривые распределения ряда морфологических параметров либо многовершинны, либо асимметричны. Так, кривая распределения высоты особей люцерны двухвершинна, коэффициент асимметрии равен —0.32246. Кривая распределения числа боковых ветвей первого порядка также двухвершинна, коэффициент асимметрии равен +0.66020. Резко асимметричны и ряды распределений подавляющего большинства других морфологических параметров (рис. 1). При высокой сортовой однородности и сходном возрастном состоянии растений люцерны это, несомненно, отражает различие в жизненном состоянии отдельных особей, возникшее в силу разной плотности их стояния и неравноценности экологических ресурсов, приходящихся на одну особь в разных вариантах этого опыта. Впервые на асимметричность и многовершинность кривых распределений как проявление неоднородности популяции по жизненному состоянию особей, стоящую в «причинной связи с неблагоприятной жизненной обстановкой», указал А. Я. Гордягин в работе «Биометрические исследования над *Chrysanthemum sibiricum* DC.» (1907, с. 16). Позднее В. С. Ипатов (1967), используя асимметрию и деформацию кривых распределений, выявил дифференциацию деревьев в древостоях на три качественно различающиеся группы.

В случае с люцерной из 13 изученных нами морфологических параметров 9, т. е. бо́льшая часть, варьировали с образованием кривых распределений с правосторонней асимметрией, 2 — с левосторонней асимметрией и 2 параметра образовывали симметричные кривые. По этому признаку морфологические параметры люцерны могут быть разбиты на три группы (табл. 1).

Анализ коэффициентов асимметрии статистических рядов морфологических параметров (как имеющихся в нашем распоряжении, так и опубликованных в литературе; см., например, Горохова, 1975) показывает, что они варьируют преимущественно в одну — правую — сторону. Для био-

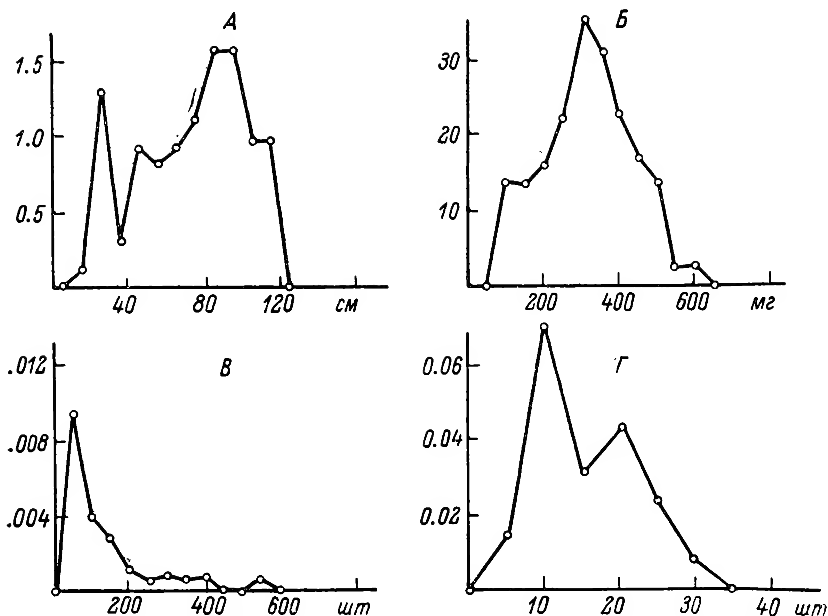


Рис. 1. Кривые распределений морфологических параметров у особей *Medicago sativa* L.

На оси абсцисс — значения параметров, *на оси ординат* — относительные плотности. *А* — высота растений; *Б* — вес одного листа; *В* — число листьев, шт; *Г* — число ветвей, шт.

логических объектов типичным является преобладание правосторонней асимметрии рядов распределения тех морфологических параметров, которые отражают жизненное состояние особей. Это связано с тем, что в фитоценозах на фоне экологической депрессии и конкуренции основной нормой реакции является торможение роста того или иного органа растения. Исключением из этой закономерности являются такие, например, параметры, как рост растений в высоту, когда загущение в стоянии растений и усиление конкуренции за свет приводят к вытягиванию растения как адаптивной реакции. В этом плане тип асимметрии можно эффективно использовать для выявления нормы реакции особей растений или морфо-

ТАБЛИЦА 1

Типы кривых распределения морфологических параметров особей *Medicago sativa* L.

Правосторонняя асимметрия	Симметрия	Левосторонняя асимметрия
Биомасса (A = +2.07635) Общий вес листьев (A = +2.81687) Число листьев (A = +2.09364) Листовая поверхность (A = +2.17074) Фотосинтетическое усилие (A = +0.51560) Число боковых ветвей (A = +0.66020) Вес отдельного соцветия (A = +0.94392) Число соцветий (A = +3.64902) Репродуктивное усилие (A = +1.08735)	Площадь одного листа (A = —0.04288) Вес одного листа (A = —0.03731)	Высота (A = —0.32246) Вес генеративной части растения (A = —1.11549)

логических параметров на эколого-фитоценотические факторы.[3] Если широта варьирования указывает на тот или иной разброс признака, то асимметрия свидетельствует о преимущественном изменении особей в каком-то одном направлении и преобладании в популяции какой-то одной их группы.

Таким образом, в генетически однородных ценопопуляциях, особи которых находятся в одном и том же возрастном состоянии, различия в морфологической структуре отдельных особей следует относить за счет их неодинакового жизненного состояния. При этом генетический полиморфизм популяций и широкое распространение явления экологической дифференциации, имеющего место у многих видов, требуют для изучения варьирования жизненного состояния особей использование глубоко продуманной методики.

Участие особей в построении физиологической структуры сообществ

Приведенные выше соображения позволяют утверждать, что доля участия особей в физиологической структуре фитоценоза в значительной степени обусловлена их жизненным состоянием. Для оценки жизненного состояния особей предлагались различные подходы (Ермакова, 1976). Поскольку морфогенез особей отличается высоким уровнем целостности, прямые оценки жизненного состояния особей могут быть проведены на основании учета всего 1—3 морфологических параметров. Оценки жизненного состояния отдельных особей позволяют дать эффективную интегральную оценку жизненности и качества ценопопуляции в целом (Злобин, 1975, 1976). Преимущества оценок качества ценопопуляций по спектрам жизненного состояния особей выступают особенно резко при исследовании ценопопуляций однолетних растений и древесных форм. И. М. Ермакова (1976, с. 70) справедливо сетует на то, что «до последнего времени основным анализируемым признаком была возрастная изменчивость особей, в значительно меньшей степени — изменчивость жизненности».

Неоднородность особей в ценопопуляциях по жизненному состоянию приводит к тому, что разные их группы принимают неодинаковое участие в сложении фитоценоза. О неравноценности вклада отдельных особей разного жизненного состояния в построение физиологической структуры фитоценозов можно судить по уровню варьирования листовой поверхности как главной рабочей части автотрофного растения.

При изучении фотосинтетической поверхности особей в ценопопуляции горца шероховатого *Polygonum scabrum* Moench было установлено, что в различных агрофитоценозах листовая поверхность отдельных особей менялась от 16.9 ± 3.86 до 389.6 ± 146.98 см^2, тогда как у оптимально развитых особей этого вида она достигала 1337.9 ± 208.13 см^2. Мерой изменчивости фотосинтетической поверхности особей может служить коэффициент вариации. Уровень варьирования размера листовой поверхности особей горца свидетельствует, что в каждом из ценозов его ценопопуляция складывается из неравноценных по размеру фотосинтетической поверхности особей (табл. 2). Коэффициент вариации для размера листовой поверхности особей горца в семи агрофитоценозах имел значение от 53.5 до 125.1%, что указывает на высокую изменчивость особей по размеру их фотосинтетической поверхности.

Сопоставляя различные параметры, характеризующие фотосинтетическую деятельность особей горца, можно видеть, что неравноценность особей возникала прежде всего за счет варьирования числа листьев на

---

[3] Выявление объективно существующего типа симметрии кривой распределения достигается лишь при использовании корректной методики. Размещение угнетенных и процветающих особей в пределах контура любого фитоценоза приурочено к определенным парцеллам. Для обеспечения их пропорционального представительства в выборке необходим случайный или послойный отбор образцов.

ТАБЛИЦА 2

Участие особей *Polygonum scabrum* Moench в построении фотосинтетической поверхности различных агрофитоценозов

№ п. п.	Агрофитоценоз	Листовая поверхность особи, см²		Фотосинтетическое усилие, %		Число листьев, шт.		Площадь одного листа, см²	
		$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %
1	Группа растений свободного развития	1337.9±208.13	44.0	24.8±2.18	24.5	115.6±13.96	34.1	11.5±1.16	28.5
2	Озимая рожь (по черному пару)	170.4±33.86	76.9	25.5±0.90	13.6	27.3±3.43	48.7	5.6±0.44	30.5
3	Кукуруза (по озимой ржи)	389.6±146.98	125.1	29.7±1.38	15.4	28.1±6.42	79.2	8.9±1.95	73.1
4	Озимая рожь (бессменно)	122.1±19.47	99.6	30.9±1.61	32.6	19.5±2.24	71.6	5.2±0.33	40.2
5	Горох (бессменно)	72.4±10.71	104.5	27.8±0.74	18.9	11.7±1.05	63.9	4.9±0.39	58.2
6	Яровая пшеница (по яровой пшенице)	44.0±6.17	89.9	31.5±0.97	19.7	10.2±0.87	54.1	3.8±0.27	44.8
7	Яровая пшеница (по кукурузе)	16.9±3.86	112.0	25.1±1.70	33.2	8.3±1.29	75.7	1.8±0.14	37.7
8	Яровая пшеница (бессменно)	22.3±2.05	53.5	29.9±0.98	19.1	7.2±0.34	27.8	2.9±0.17	33.1

ТАБЛИЦА 3

Участие особей *Medicago sativa* L. в построении фотосинтетической поверхности агрофитоценоза

Возрастное состояние	Листовая поверхность особи, см²		Фотосинтетическое усилие, %		Вес листьев, г		Число листьев, шт.		Площадь одного листа, см²		Вес одного листа, г	
	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	V, %
I	0.6±0.04	33.2	24.3±0.67	12.3	0.02±0.001	33.2	0.5±0.11	113.4	0.29±0.033	50.8	0.02±0.002	30.9
II	1.8±0.18	71.9	26.9±0.39	10.4	0.05±0.004	68.6	1.6±0.17	76.8	0.79±0.062	55.9	0.03±0.001	33.3
III	11.7±1.05	101.7	24.5±0.64	29.6	0.20±0.018	101.7	6.8±0.28	46.3	1.41±0.089	72.1	0.02±0.002	80.9
IV	173.5±17.96	118.9	39.7±1.84	53.1	2.50±0.279	128.2	49.0±4.63	108.6	3.22±0.112	39.9	0.04±0.002	47.6
V	294.9±42.05	120.1	29.0±0.88	25.6	3.65±0.559	129.0	92.9±12.04	109.1	2.82±0.122	36.4	0.03±0.001	35.6

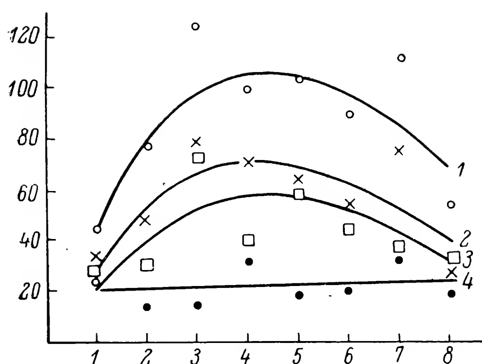


Рис. 2. Варьирование параметров морфогенеза у особей *Polygonum scabrum* Moench в разных агрофитоценозах.

На оси абсцисс — агрофитоценозы (в порядке, соответствующем нумерации, данной в табл. 2); *на оси ординат* — коэффициенты вариации V, %. *1* — листовая поверхность особи, *2* — число листьев, *3* — площадь одного листа, *4* — фотосинтетическое усилие.

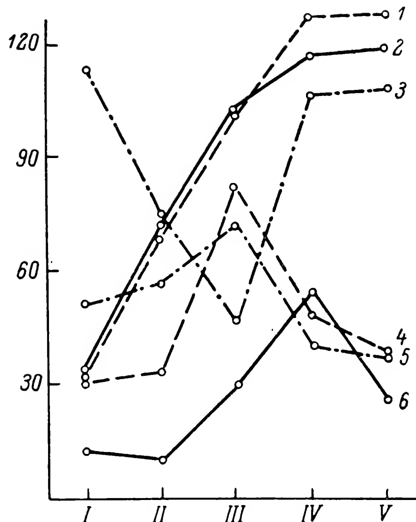


Рис. 3. Варьирование параметров морфогенеза у особей *Medicago sativa* L. в разном возрастном состоянии.

На оси абсцисс — возрастное состояние особей (*I—V*); *на оси ординат* — коэффициент варьирования V, %. *1* — вес листьев особи, *2* — листовая поверхность особи, *3* — число листьев, *4* — вес одного листа, *5* — площадь одного листа, *6* — фотосинтетическое усилие.

растении и отчасти за счет изменения размера листьев. Фотосинтетическое усилие [4] отдельных особей, напротив, оставалось сравнительно константным и варьировало незначительно, как и следовало ожидать для аллометрического параметра.

В табл. 2 агрофитоценозы расположены в ряд по снижению качества ценопопуляции горца шероховатого в них, которое рассчитывалось по величине полусуммы частостей неугнетенных и среднеугнетенных особей (Злобин, 1976). Анализируя уровень изменчивости морфологических параметров, характеризующих фотосинтетическую поверхность (рис. 2), можно видеть, что наивысшая неоднородность таких параметров, как листовая поверхность особи, площадь одного листа и число листьев на растении, достигается в средних членах ряда агрофитоценозов. В крайних благоприятных и крайних неблагоприятных условиях изменчивость фотосинтетического аппарата минимальна. Уровень гетерогенности ценопопуляции здесь падает: ценопопуляция складывается либо в основном особями высокого жизненного состояния, либо угнетенными. В промежуточных условиях гетерогенность ценопопуляции по вкладу ее особей в фотосинтезирующую поверхность сообщества возрастает. Уровень варьирования фотосинтетического усилия особей в этом ряду сообществ не менялся.

Темпы прохождения особями горца этапов онтогенеза в рассматриваемой группе агрофитоценозов были весьма близкими. В случайной выборке объемом в 224 особи 93.3% из них находились в фазе начала цветения и только 6.7% — в вегетативном состоянии. Возрастная структура ценопопуляции горца, таким образом, была однородной, тогда как по уровню жизненного состояния особей эта ценопопуляция отличалась значительной гетерогенностью. Л. Б. Заугольнова (1977) еще раньше подчеркивала, что возрастной спектр ценопопуляций устойчив, а жизненность особей (в частности при антропогенных воздействиях на ценоз) лабильна.

---

[4] Фотосинтетическое усилие вычислялось как доля общей биомассы растения, затраченной на формирование листьев.

Изменение степени неравноценности особей в ходе их онтогенеза

Степень неравноценности особей не может считаться раз навсегда заданным свойством той или иной ценопопуляции. На уровень ее выраженности влияют как эколого-фитоценотическая обстановка, так и онтогенетическое состояние растений.

Наиболее удобным объектом для иллюстрации роли этого последнего фактора могут служить культурные растения в агрофитоценозах, у которых при сортовой чистоте посева отсутствует генетический полиморфизм при мало выраженной мозаичности среды обитания. В посеве люцерны *Medicago sativa* первого года жизни учет параметров, которые характеризуют физиологическую структуру агрофитоценоза, производится в пять сроков: *I* — в фазу всходов; *II* — в ювенильной фазе, когда растения имели 1—2 настоящих листа; *III* — в фазе имматурных особей; *IV* — в фазе взрослых вегетативных особей; *V* — в фазе молодых генеративных особей. Такой учет позволял привязывать данные о жизненном состоянии особей к выборкам особей однородного возрастного состояния.

Сопоставительный анализ полученных данных (табл. 3 и рис. 3) показывает, что на разных этапах вегетации изменчивость основных фотосинтетических параметров неодинакова. Основной параметр, который характеризует вклад отдельных особей в построение фотосинтетической поверхности агрофитоценоза — размер листовой поверхности особи, увеличивал варьирование в ходе онтогенеза. От фазы всходов к фазе генеративных особей его изменчивость возрастала примерно в 4 раза (от 33.2 до 120.1%). По данным Дональда (1964), индекс листовой поверхности остается стабильным на протяжении большей части периода роста растений. Эта закономерность подтвердилась во вторую половину вегетационного периода и в отношении изучаемого посева люцерны. Анализируя данные табл. 3, можно видеть, что такая стабилизация индекса листовой поверхности посева люцерны достигалась за счет сложения посева из различных по размеру листовой поверхности отдельных особей.

Увеличивалась в течение вегетационного периода вариабельность общего веса всех листьев особи. Нестабильны в течение вегетационного периода и коэффициенты вариации других параметров, но тенденция их изменения менее определенная. Вариабельность числа листьев на отдельной особи в онтогенезе постоянно высока, снижаясь только у имматурных особей. Фотосинтетическое усилие, вес и площадь одного листа менее изменчивы, максимальное значение их коэффициентов вариации достигается у имматурных и молодых вегетативных особей.

Онтогенетическая тактика

В характере изменчивости морфологических параметров проявляются некоторые общие закономерности. Одни параметры в ходе онтогенеза увеличивают свое варьирование (у люцерны — это размер листовой поверхности и биомасса листьев), другие могут снижать изменчивость (такая тенденция проявляется у площади отдельного листа), а третьи сохраняют в течение онтогенеза неопределенную изменчивость (число листьев на растении). В этих феноменах совершенно определенно проявляется онтогенетическая тактика не только особи в целом, но и отдельных ее структурных частей. Приспосабливаясь к жизни в условиях сообщества, ценопопуляции растений вырабатывают определенный уровень изменчивости особей как форму тактики, которая может обеспечить им наиболее полную реализацию онтогенетической программы.

Онтогенетическая программа роста и репродукции каждой отдельной особи в условиях фитоценоза может рассматриваться как стратегия онтогенеза. Она реализуется через широкий набор онтогенетических тактик. Дифференциация особей по их жизненному состоянию является одной из форм онтогенетической тактики.

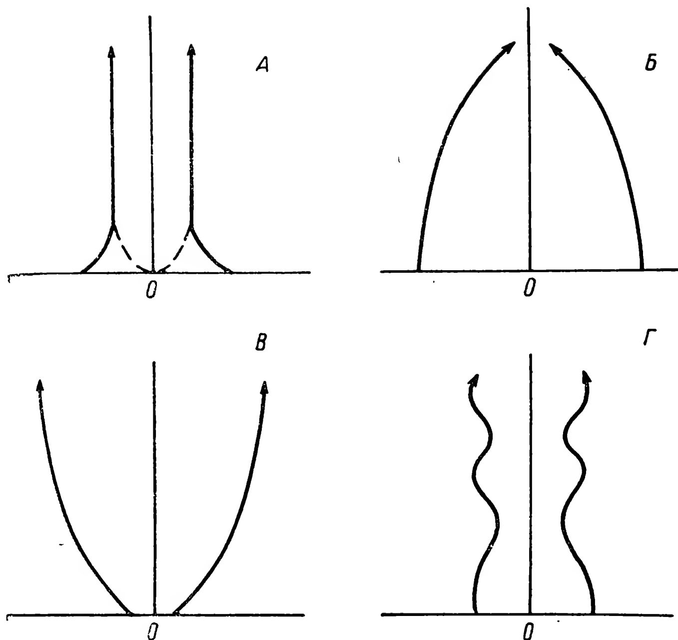


Рис. 4. Типы онтогенетической тактики.

А — тактика стабилизации, *Б* — тактика конвергенции, *В* — тактика дивергенции, *Г* — неопределенное варьирование.

Теоретически можно представить существование четырех типов онтогенетической тактики, которые в равной степени отражают тенденции в уровне варьирования как отдельных морфологических параметров, так и особей в целом. Первый тип онтогенетической тактики — тактика стабилизации, в ходе которой изменчивость того или иного морфологического параметра стабилизируется на определенном уровне (рис. 4, *А*). Второй тип — тактика конвергенции, в процессе реализации которой уровень варьирования параметра падает (рис. 4, *Б*). Третий тип — тактика дивергенции, состоящая в увеличении варьирования признака (рис. 4, *В*). Четвертый тип — неопределенные изменения амплитуды варьирования параметра (рис. 4, *Г*).

Предлагаемые модели онтогенетических тактик, дающие обобщенную оценку тенденциям онтогенеза, разработаны применительно к параметрам морфогенеза, которые оценивают статус различных органов и тканей растения. Но эти модели позволяют аппроксимировать и онтогенетическую тактику особи в целом. Они могут оказаться полезными для того, чтобы с единых позиций и в рамках определенной системы понятий дать объяснение многочисленным накопленным в литературе фактам изменчивости и дифференциации особей в фитоценозах (Сочава, 1926; Успенская, 1929; Сукачев, 1953, и др.). Формулируя некоторые «правила» морфогенеза растений, оцениваемые коэффициентом вариации (влияние биологических и экологических свойств вида, усиливающее действие повышенной плотности стояния особей и высокого плодородия почвы, нивелирующее действие возраста), В. Н. Сукачев (1953, с. 73) указывал на многие случаи отклонения от них реальных значений коэффициента. При этом он писал: «чем объясняются эти отклонения от указанных правил — пока не известно». Предлагаемые модели онтогенетической тактики в определенной степени заполняют этот пробел.

При использовании моделей онтогенетической тактики возникает необходимость в синтетическом критерии, который позволял бы оценивать жизненное состояние особи как единого цельного организма. Изучая морфогенез подроста ряда хвойных древесных пород методом факторного анализа, мы пришли к заключению, что морфогенез особи отличается

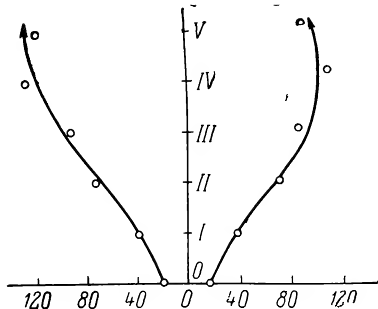


Рис. 5. Тактика онтогенеза биомассы особей *Medicago sativa* L.

Здесь и на рис. 6 *на оси абсцисс* — коэффициент вариации V, % (симметрично); *на оси ординат* — возрастное состояние люцерны.

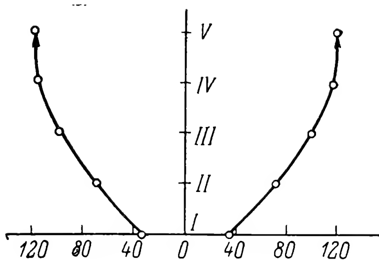


Рис. 6. Тактика онтогенеза листовой поверхности особей *Medicago sativa* L.

высоким уровнем целостности и поэтому может быть описан всего двумя основными параметрами, характеризующими рост особи и состояние ее фотосинтезирующей поверхности (Злобин, 1975). У люцерны этим параметрам соответствуют биомасса и размер фотосинтезирующей поверхности особи.

Анализ тенденций варьирования морфологических параметров — ключевых для определения жизненного состояния особей — у люцерны показывает, что биомасса особи (рис. 5) (как наиболее обобщенный показатель ее жизненного состояния) в ходе онтогенеза формируется в соответствии с тактикой дивергенции. Тактика дивергенции выступает здесь как модель широко известного биологам явления дифференциации особей при «самопрореживании» ценозов. Чем старше особи, складывающие ценопопуляцию, тем в большей степени они отличаются друг от друга по биомассе.

Листовая поверхность особей люцерны (рис. 6) также имеет тенденцию к дивергенции в процессе перехода особей из одного возрастного состояния в другое. Чем старше особи в ценопопуляции, тем в большей степени они отличаются друг от друга по размеру фотосинтетической поверхности. В условиях одновидового посева — агрофитоценоза — тактика дивергенции, очевидно, является наиболее выгодной для вида. Она позволяет виду полнее использовать все ресурсы экотопа за счет наибольшего заполнения жизненного пространства биомассой. Общеизвестное явление листовой мозаики — результат аналогичной тактики дивергенции размеров листовых пластинок.

Тактика стабилизации, как можно судить, реализуется прежде всего по весу семян растений (Harper et al., 1970). Постоянство веса семян, характерное для анемохоров и зоохоров, — единственный и наилучший способ для реализации общей репродуктивной стратегии вида.

В естественных растительных сообществах с их сложной пространственной структурой тактика дивергенции уже может утратить свою оптимальность, и тогда она сменяется тактикой конвергенции. Так, В. С. Ипатов (1967, 1968—1970) обнаружил уменьшение асимметрии и вариабельности кривых распределения диаметра стволов при увеличении возраста древостоя, что указывает на тактику конвергенции господствующей в лесонасаждении древесной породы и снижение гетерогенности состава ее ценопопуляции. Аллисон (Allison, 1964) выявил снижение варьирования листовой поверхности особей в посеве кукурузы по фазам роста, а Е. Л. Любарский и В. И. Полуянова (1975) — снижение коэффициентов варьирования для ряда морфологических параметров лютика ползучего. Ньюбери и Ньюман (Newbery, Newman, 1978) обнаружили конвергенцию размеров луговых растений в смешанном посеве в условиях вегетационного опыта. Можно предположить, что тип онтогенетической тактики зависит от фито-

ценотических условий и принадлежности вида к определенному фитоценотипу. Но по этому вопросу необходимы дальнейшие исследования.

Тактика дивергенции — основная причина возникновения неравноценности особей в ценопопуляциях растений. Набор онтогенетических тактик является конкретным выражением «индивидуально-физиологического аппарата» (Завадский, 1968), который поддерживает популяцию вида в оптимальном для данного фитоценоза состоянии. Разнообразие форм онтогенетических тактик позволяет виду оптимизировать условия жизнедеятельности отдельных особей в одних фитоценотических условиях путем процесса их дифференциации, а в других — унификации.

Заключение

Выявление неоднородности особей по жизненному состоянию и неравноценности их участия в построении структуры растительных сообществ — важный в теоретическом и практическом отношениях факт. Условия жизни в сообществе определяют онтогенетическую тактику особей. В то же время в силу обратной связи позиция вида в фитоценозе оказывается результатом онтогенетической тактики его особей и как следствие уровня неравноценности особей в ценопопуляции. Ценоячейки в качестве элементов структуры фитоценозов из-за неравноценности жизненного состояния формирующих их особей оказываются неадекватными.

В определении общей продуктивности агрофитоценозов играют роль не только вид и сорт возделываемой сельскохозяйственной культуры, но и продуктивность отдельных складывающих его особей. В случае их неравноценности по жизненному состоянию и морфоструктуре урожай может значительно снизиться, поэтому уровень гетерогенности ценопопуляций культурных растений по жизненному состоянию особей должен рассматриваться как важный показатель состояния и потенциальной продуктивности агрофитоценозов. При выращивании сельскохозяйственных растений рассчитывают на формирование посева из равноценных особей высокого жизненного состояния как основу для получения большого урожая. Стремление к этой цели подчас так велико, что неоднородность растений в посеве как фактор урожая остается вне поля зрения практики. Актуальнейшая задача агрономии — снизить уровень варьирования растений в агрофитоценозах, найти технологические возможности для реализации растениями тактики конвергенции, овладеть способами получения посевов, физиологическая структура которых складывается особями высокого жизненного состояния.

ЛИТЕРАТУРА

Агаев М. Г. 1978. Онтогенетическое реагирование однолетних растений на популяционную плотность. Бот. ж., 63, 11.
Беклемишев В. Н. 1960. Пространственная и функциональная структура популяций. Бюл. МОИП, отд. биол., 65, 2.
Бельская Т. Н. 1949. Методика изучения возрастных изменений у растений по морфологическим признакам.
Берман Д. И., Б. Я. Виленкин. 1975. Некоторые принципы исследования сообществ. В кн.: Количественные методы в экологии и биоценологии животных суши. Л.
Вернадский В. И. 1978. Живое вещество.
Гордягин А. Я. 1907. Биометрические исследования над *Chrysanthemum sibiricum* DC. Тр. общ. естествоисп. при Казанск. унив., 40, 5.
Горохова Л. А. 1975. Морфологическая структура ценопопуляций пойменно-луговых злаков. В кн.: Структура ценопопуляций. Казань.
Дональд С. 1964. Конкуренция за свет у сельскохозяйственных культур и пастбищных растений. В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М.
Ермакова И. М. 1976. Жизненность ценопопуляций и методы ее определения. В кн.: Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М.
Завадский К. М. 1961. Учение о виде. — 1968. Вид и видообразование.
Заугольнова Л. Б. 1977. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз. Бот. ж., 62, 12.

Злобин Ю. А. 1975. Факторный анализ параметров морфогенеза подроста древесных пород. Лесной журнал, 1. — 1976. Оценка качества ценопопуляций подроста древесных пород. Лесоведение, 6.
Ипатов В. С. 1966. О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений. Вестн. ЛГУ, отд. биол., 15. — 1967. Некоторые аспекты общественной жизни растений. Вестн. ЛГУ, отд. биол., 15, 3. — 1968, 1969, 1970. Дифференциация древостоя. I—III. Вестн. ЛГУ, отд. биол., 21, 15, 3.
Любарский Е. Л. 1975. Принципы и методы исследования морфоструктуры ценопопуляций. В кн.: Структура ценопопуляций. Казань.
Любарский Е. Д., В. И. Полуянова. 1975. О сезонной динамике морфоструктуры ценопопуляций лютика ползучего. В кн.: Структура ценопопуляций. Казань.
Ниценко А. А. 1973. Структура растительного покрова и ее изучение. Тр. Петергофск. биол. инст., 22.
Работнов Т. А. 1945. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. Бот. ж., 30, 4. — 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. В кн.: Геоботаника, 6. М.—Л. — 1977. Гетерогенность состава ценопопуляций, значение ее для изучения экологии и фитоценологии. В кн.: Высокогорная экосистема Казбеги. Москва—Тбилиси.
Ригер Р., А. Михаэлис. 1967. Генетический и цитогенетический словарь.
Сочава В. Б. 1926. Опыт фитосоциологического анализа взаимодействия между индивидами некоторых луговых растений. Ж. Русск. бот. общ., II, 1—2.
Сукачев В. Н. 1910. О растительной формации. Избр. тр., 3. — 1915. Введение в изучение растительных сообществ. — 1941. О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие. ДАН СССР, 30, 8. — 1953. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений. Бот. ж., 38, 1.
Тимофеев-Ресовский Н. В. 1958. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса. Бот. ж., 43, 3.
Уранов А. А. 1977. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций. В кн.: Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М.
Уранов А. А., О. В. Смирнова. 1969. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. Бюл. МОИП, отд. биол., 74, 1.
Успенская Л. И. 1929. К вопросу о влиянии интенсивности жизненного состязания между растениями на их развитие. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 5, 4.
Харпер Д. 1964. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений. В кн.: Механизмы биологической конкуренции. М.
Allison J. C. S. 1964. Leaf area homeostasis in maize. Nature, 4915 : 215.
Harper J. L., P. H. Lovell, K. G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. Ann. Rev. Ecol. and Syst., 1.
Negri G. 1970. The fundamental ecological units in plant geography. Webbia, 25, 1.
Newbery D. Mc., E. I. Newman. 1978. Competition between grassland plants of different initial sizes. Oekologia, 33, 3.

Ульяновский сельскохозяйственный институт. Получено 29 XII 1978.

SUMMARY

The prerequisites for origin of unequivalence of the individuals in plant coenopopulations and the forms of its displaying is considered. A concept of ontogenetic tactics as means of realization of the strategy of ontogeny in phytocoenotical conditions is introduced. The models of types of ontogenetic tactics allowing to estimate variability and differentiation of the plant species on equal grounds are proposed.

УДК 584.524.44 : 633.2.03 : 577.11

И. Д. Юркевич, С. Р. Щербач

РОЛЬ ДОМИНАНТОВ И ДРУГИХ КОМПОНЕНТОВ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ В АККУМУЛЯЦИИ И КРУГОВОРОТЕ ЭЛЕМЕНТОВ ПИТАНИЯ

I. D. YURKEVICH, S. R. SHCHERBACH. THE ROLE OF DOMINANT PLANTS AND OTHER COMPONENTS OF FLOOD PLAINE MEADOW PHYTOCOENOSES IN ACCUMULATION AND TURNOVER OF NUTRITIVE ELEMENTS

На основании изучения биологической продуктивности различных типов лугов (красноовсяницевый, душистоколосковый, ползучелютиковый, пузырчатоосоковый) поймы верхнего течения р. Березины приведены результаты исследования аккумуляции и круговорота зольных элементов и азота. Накопление химических элементов в годичном приросте исследованных фитоценозов колеблется в пределах 141.3—372.7 кг/га, из которых 40.7—71.7% содержится в подземных органах. Ежегодно при сенокошении выносится 17.7—39.5 и возвращается в почву с опадом 50.2—70.0% химических элементов, вовлеченных в биокруговорот годичным приростом.

Экологические условия пойм рек (ежегодное поступление наилка, оптимальный водно-воздушный режим почв на большей части пойменной территории, интенсивная гумификация почвы и др.) обусловливают не только высокую продуктивность пойменных лугов, но и повышенную интенсивность биологического круговорота в системе фитоценоз—почва. При естественном развитии этой системы пойменные луговые биогеоценозы накапливают органические и минеральные вещества значительно интенсивнее, чем другие категории биогеоценотических систем. Однако параметры этого круговорота еще далеко не раскрыты прежде всего из-за недостатка экспериментального материала. Кроме того, чрезмерная эксплуатация пойменных лугов зачастую приводит к нарушению положительного баланса в круговороте веществ и даже к деградации лугов вследствие выпадения из биокруговорота значительной части минеральных и органических элементов, отчуждаемых со скашиваемой массой травы. Важно также отметить, что практические мероприятия по обеспечению элементами питания луговых растений должны разрабатываться на основании точного знания количества вовлеченных растениями в жизненный цикл элементов и последующего возвращения их в почву.

К настоящему времени накоплен значительный экспериментальный материал по вопросу обмена веществ между лесной растительностью и почвами (Зонн, 1956; Ремезов и др., 1959; Юркевич, Ярошевич, 1974, и др.). Детальные исследования имеются для степной и пустынной растительности (Базилевич, 1958; Першина, Яковлева, 1960; Родин, Базилевич, 1965, и др.). Изучению минерального обмена между различными категориями луговой растительности и почвами посвящено сравнительно мало работ (Друзина, Игнатенко, 1970; Евдокимова, Гришина, 1971, и др.), а для лугов Белоруссии они вовсе отсутствуют.

Нами в 1973—1975 гг. проведены стационарные исследования широко распространенных в северной Белоруссии луговых ассоциаций поймы верхнего течения р. Березины, примыкающей к Березинскому биосферному заповеднику (Витебская обл., Докшицкий р-н, 2—4 км южнее дер. Бе-

резино). Объектами изучения были различные по экологическим условиям луговые участки: в прирусловой зоне красноовсяницевый (Festuceta rubrae) и душистоколосковый (Anthoxantheta odorati), в центральной — ползучелютиковый (Ranunculeta repentis) и пузырчатоосоковый (Cariceta vesicariae). Почвенно-гидрологические условия, состав растительных группировок и продуктивность этих лугов охарактеризованы ранее (Юркевич, Щербач, 1976; Щербач, 1977).

В данной статье дана количественная оценка круговорота азота и зольных элементов в луговых фитоценозах поймы по материалам трехлетних исследований.

Красноовсяницевый луг. Ассоциация разнотравно-хвощево-красноовсяницевая (Festuca rubra+Equisetum arvense+Achillea millefolium+Thalictrum lucidum) занимает вершину прируслового склона. Почва дерновая неразвитая на песчаном слоистом аллювии, сменяемом рыхлым песком с прослойками погребенного торфа. Агрохимические показатели перегнойного горизонта (3—10 см) благоприятны. Реакция почвенной среды нейтральная (pH в KCl 6.5—7.0), гидролитическая кислотность низкая (0.7—1.1 мг-экв на 100 г почвы), степень насыщенности почв основаниями высокая (98.6%). В отличие от других исследованных лугов содержание фосфора здесь высокое (до 30 мг на 100 г почвы), обеспеченность обменным калием слабая (2.2—4.6 мг на 100 г почвы) и процент гумуса низкий (1.1—2.0). Травостой разнотравно-злаковый. Злаки составляют 30—50% общей массы травостоя, в основном это *Festuca rubra*, *Phleum pratense*, *Festuca pratensis*. Первый значительно преобладает, образуя 57.5—80.6% общего веса злаков. На долю хвоща полевого приходится до 20%. Почти половину массы травостоя составляет разнотравье (*Thalictrum lucidum*, *Veronica chamaedrys*, *Achillea millefolium*). Участие бобовых в травостое невысокое и сильно колеблется по годам (0.5—9.0%). Запас надземной фитомассы составляет 37.1 ц/га абсолютно сухого веса,[1] из них 21.8% приходится на долю мхов.

Душистоколосковый луг. Ассоциация хвощево-разнотравно-душистоколосковая (Anthoxanthum odoratum+Plantago lanceolata+Stellaria graminea+Equisetum arvense) произрастает в средней части склона прируслового вала. Почва дерновая слаборазвитая на песчаном слоистом аллювии с прослойками органогенного суглинка, сменяемого рыхлым песком, внизу оглеенным. Перегнойный горизонт (5—15 см) характеризуется близкой к нейтральной реакцией почвенной среды (pH в KCl 5.3—6.5), невысокой гидролитической кислотностью (1.4—7.0 мк-экв на 100 г почвы), сравнительно высокой степенью насыщенности почв основаниями (72—96%). Содержание гумуса здесь выше, чем в почвах красноовсяницевого луга (3.3—8.6%). Обеспеченность подвижными соединениями фосфора (2.7—6.7 мг) и калия (3.0—4.9 мг на 100 г почвы) слабая. Травостой разнотравно-мелкозлаковый. Преобладающими видами являются *Anthoxanthum odoratum*, *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis*, которые вместе с другими злаками невысокого обилия (*Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, *Cynosurus cristatus*) составляют половину общей массы травостоя. Доля разнотравья несколько ниже, чем злаков. Преобладают виды *Plantago lanceolata*, *Veronica chamaedrys*, *Stellaria graminea*. Участие других ботанических групп (бобовые и осоки) в сложении травостоя незначительно (соответственно 0.6 и 10.3%). Продуктивность надземной фитомассы равна 39.4 ц/га, из которых 44.9% принадлежит мхам.

Влажноразнотравный луг. Ассоциация просяноосоково-злаково-ползучелютиковая (Ranunculus repens+Anthoxanthum odoratum+Festuca rubra+Deschampsia caespitosa+Carex panicea) располагается на невысокой пологой гриве центральной зоны. Почва дерново-глееватая суглинистая с рудяковым горизонтом, сменяемым рыхлым оглеенным песком. Реакция почвенной среды перегнойного горизонта (5—15 см) слабо-

[1] Показатели веса фитомассы по этому и по другим сообществам даны в абсолютно сухом состоянии.

кислая (pH в KCl 4.6—5.1), гидролитическая кислотность (7.4—10.2 мг-экв на 100 г почвы) несколько выше, чем в почвах прирусловой зоны. Степень насыщенности почв основаниями колеблется в пределах 63.3—78.8%. Содержание гумуса высокое (11—17%) за счет оторфованности перегнойного горизонта. Обеспеченность подвижным фосфором (2.4—4.8 мг) низкая, обменным калием (9.5—14.7 мг на 100 г почвы) — умеренная. Травостой злаково-разнотравный. Флористический состав исследуемого участка богат и разнообразен. Здесь произрастают растения различной экологии, что обусловливается средним местоположением в пойме и сменным гидрологическим режимом (Щербач, 1977). К наиболее продуктивным видам относятся *Ranunculus repens*, *Rhinanthus major*, *Cynosurus cristatus*, *Deschampsia caespitosa*, *Festuca rubra*, *Anthoxanthum odoratum*, *Carex panicea*. Надземная фитомасса составляет 37.5 ц/га, в том числе мхов — 43.7%.

Пузырчатоосоковый луг. Ассоциация разнотравно-остроосоково-пузырчатоосоковая (Carex vesicaria+Carex acuta+Galium palustre) произрастает в межгривном понижении центральной зоны. Почва торфянисто-глеевая суглинистая, подстилаемая с глубины 30—40 см связным оглеенным песком. Перегнойный горизонт (5—20 см) характеризуется слабокислой почвенной средой (pH в KCl 5.2). Гидролитическая кислотность относительно высокая (до 28 мг-экв на 100 г почвы), степень насыщенности почв основаниями средняя (60.1—78.7%). Содержание подвижного фосфора (0.7—2.7 мг) низкое, обменного калия (5.0—15.0 мг на 100 г почвы) — среднее. Травостой крупноосоковый. Преобладают *Carex vesicaria*, *C. acuta*. Реже встречается *Carex rostrata*. Обильны многие виды разнотравья: *Galium palustre*, *Caltha palustris*, *Menyanthes trifoliata*. Пятнами произрастает *Eriophorum polystachyon*. Общий запас надземной фитомассы равен 48.6 ц/га, из них 10% составляют мхи.

Методика исследования

Определение надземной фитомассы (живой части) проведено методом укосных квадратов. На учетных площадках размером 50×50 см в 10-кратной повторности травостой срезали на уровне почвы с последующим разбором по видам. На основании изучения сезонной и разногодичной динамики нарастания фитомассы исследуемых фитоценозов определены средние запасы фитомассы, учтенной в разные по метеорологическим условиям годы (1973—1975). Сбор образцов для химических анализов проводили в период максимального развития травостоя (5—10 VII 1974). Одни и те же растения, произрастающие в различных экологических условиях, анализировали на содержание химических элементов в одинаковые фазы развития. В основу учета корней положен метод монолитов (Шалыт, 1960). Размер площадок — 25×25 см в 2-кратной повторности. Наблюдения за динамикой подземной части фитоценоза вели в течение двух вегетационных сезонов. Разделение подземной фитомассы на живую и мертвую части не проводили. Определив вес корней в начале, середине (в максимум развития травостоя) и в конце вегетационного периода, разность между максимальной и минимальной величинами приняли за годичный прирост, что составило примерно $^1/_3$ от запаса общей их массы. Годичный прирост надземной части фитоценоза приравнивали к общему запасу надземной фитомассы. При определении годичного прироста мхов исходили из соотношений, установленных другими исследованиями (Лавренко и др., 1955; Макаревич, 1968), т. е. принимали его в размере 10% от общего запаса живой массы. Опад надземной массы травянистых растений определяли методом расчистки учетных площадок размером 1 м^2 в 5-кратной повторности (Родин и др., 1968). Опад корней многолетних травянистых растений принимали равным $^1/_4$ общего веса корней (Dahlman, Kucera, 1965; Юркевич, Ярошевич, 1974). Масса ежегодно отмирающего вещества мхов условно принята равной 70% годичного прироста (Родин и др., 1968).

Годичный баланс органического вещества построен на основании полученных данных по запасам фитомассы, годичного прироста и опада фито-

ценоза с учетом отчуждаемой растительной массы в результате сенокошения. Фитомассу расчленяли на доминирующие растения и агроботанические группы. Содержание зольных элементов (N, P, K, Ca, Mg, Fe, Na) в компонентах растительных сообществ определено методом мокрого озоления с последующим колориметрическим и спектроскопическим анализами зольных элементов и азота по Кьельдалю (Петербургский, 1963). По этим данным рассчитано содержание анализируемых элементов в составных частях фитомассы.

Прирусловая зона поймы

Содержание химических элементов в доминирующих растениях и ботанических группах (в состав которых доминирующие растения не включены) отражает в некоторой степени химизм местообитания фитоценоза. Однако прямая зависимость между содержанием в почве подвижных элементов питания и содержанием химических элементов в фитомассе не обнаружена. Например, несмотря на довольно значительные различия почв красноовсяницевого и душистоколоскового лугов по содержанию гумуса, подвижных форм калия и особенно фосфора, растущая там овсяница красная незначительно различается по содержанию азота (1.78 и 1.67%), калия (0.28 и 0.27), фосфора (0.37 и 0.33%), несколько больше разница в содержании кальция (0.26 и 0.14%), в содержании магния она велика (1.18 и 0.24%). Вообще следует подчеркнуть, что содержание подвижных химических соединений в почве — довольно неустойчивый показатель ее плодородия ввиду их динамичности, в том числе и за счет усвоения растениями. Наши исследования показали, что на почвах, которые, согласно аналитическим данным, следует считать слабо обеспеченными теми или иными подвижными формами элементов минерального питания, луговые растения часто характеризуются таким же (иногда и большим) содержанием химических элементов, как и на почвах, более богатых подвижными элементами (табл. 1, 2 и 3,4). Последние, очевидно, могут накапливаться и там, где они хуже усваиваются растениями из-за неблагоприятных условий роста.

ТАБЛИЦА 1

Содержание химических элементов в травостое разнотравно-хвощево-красноовсяницевой ассоциации красноовсяницевого луга
(процент на абсолютно сухое вещество; здесь и в табл. 2—8 числитель — показатель для надземных органов, знаменатель — для подземных)

Доминант, ботаническая группа	N	K	P	Ca	Mg	Fe	Na	Сумма элементов
Овсяница красная	1.78 / 1.03	0.28 / 0.07	0.37 / 0.14	0.26 / 0.13	1.18 / 0.18	0.020 / 0.090	0.013 / 0.015	3.903 / 1.655
Хвощ полевой	2.24 / 0.86	0.22 / 0.06	0.34 / 0.13	0.71 / 0.16	0.05 / 0.21	0.024 / 0.088	0.009 / 0.015	3.593 / 1.523
Другие злаки	1.55 / 0.98	0.17 / 0.07	0.35 / 0.14	0.09 / 0.07	0.29 / 0.15	0.015 / 0.067	0.026 / 0.015	2.491 / 1.492
Разнотравье	1.84 / 1.32	0.26 / 0.09	0.64 / 0.21	0.47 / 0.17	0.67 / 0.21	0.051 / 0.186	0.033 / 0.021	3.964 / 2.207
Бобовые	1.50 / 1.84	0.17 / 0.08	0.40 / 0.27	0.47 / 0.12	0.89 / 0.38	0.024 / 0.069	0.030 / 0.030	3.484 / 2.789
Осоки	1.78 / 0.86	0.11 / 0.09	0.23 / 0.22	0.14 / 0.05	0.39 / 0.24	0.013 / 0.097	0.013 / 0.015	2.676 / 1.572
Мхи	1.61	0.21	0.36	0.19	0.48	0.137	0.013	3.000

ТАБЛИЦА 2

Содержание химических элементов в травостое хвощево-разнотравно-душистоколосковой ассоциации душистоколоскового луга (процент на абсолютно сухое вещество)

Доминант, ботаническая группа	N	K	P	Ca	Mg	Fe	Na	Сумма элементов
Душистый колосок	1.26/1.32	0.11/0.06	0.21/0.14	0.09/0.09	0.29/0.17	0.015/0.334	0.032/0.019	2.007/2.133
Полевица обыкновенная	1.26/1.32	0.15/0.03	0.26/0.21	0.11/0.07	0.23/0.15	0.018/0.780	0.021/0.024	2.049/2.584
Овсяница красная	1.67/1.44	0.27/0.03	0.33/0.15	0.14/0.10	0.24/0.14	0.013/0.750	0.017/0.019	2.680/2.629
Подорожник ланцетолистный	1.32/1.38	0.13/0.08	0.23/0.22	0.30/0.13	0.33/0.23	0.013/0.210	0.032/0.041	2.355/2.291
Другие злаки	1.55/1.21	0.30/0.04	0.26/0.20	0.11/0.06	0.25/0.15	0.013/0.318	0.017/0.017	2.500/1.995
Остальное разнотравье	2.24/1.32	0.35/0.09	0.45/0.22	0.39/0.09	0.55/0.22	0.009/0.280	0.042/0.024	4.031/2.244
Бобовые	2.13/1.67	0.26/0.06	0.25/0.24	0.24/0.09	0.64/0.23	0.007/0.439	0.013/0.026	3.540/2.755
Осоки	1.96/1.03	0.18/0.09	0.25/0.44	0.19/0.06	0.33/0.21	0.022/0.349	0.015/0.019	2.947/2.199
Мхи	1.49	0.12	0.26	0.14	0.22	0.102	0.013	2.345

ТАБЛИЦА 3

Круговорот зольных элементов и азота в разнотравно-хвощево-красноовсяницевой ассоциации красноовсяницевого луга (кг/га абсолютно сухого веса)

Составная часть круговорота	Фитомасса	N	K	P	Ca	Mg	Fe	Na	Сумма зольных элементов и N	
									кг/га	%
Удержано приростом	3145.7/4289.2	58.85/46.28	7.49/3.08	14.47/6.73	13.35/5.75	19.15/8.23	2.06/8.92	0.72/0.73	116.09/79.72	59.3/40.7
Итого	7434.9	105.13	10.57	21.20	19.10	27.38	10.98	1.45	195.81	100
Отчуждается с урожаем	1741.5	32.77	4.16	8.03	7.50	10.66	1.11	0.38	64.61	33.0
Возвращено с опадом	1384.8/3219.1	25.77/34.73	3.29/2.31	6.37/5.05	5.81/4.31	8.40/6.18	0.92/6.69	0.33/0.55	50.89/59.82	26.0/30.5
Итого	4603.9	60.50	5.60	11.42	10.12	14.58	7.61	0.88	110.71	56.5
Истинный прирост	19.4/1070.1	0.31/11.55	0.04/0.77	0.07/1.68	0.04/1.44	0.09/2.05	0.03/2.23	0.01/0.18	0.59/19.90	0.3/10.2
Итого	1089.5	11.86	0.81	1.75	1.48	2.14	2.26	0.19	20.49	10.5

ТАБЛИЦА 4

Круговорот зольных элементов и азота в хвощево-разнотравно-душистоколосковой ассоциации (кг/га абсолютно сухого веса)

Составная часть круговорота	Фитомасса	N	K	P	Ca	Mg	Fe	Na	Сумма зольных элементов и N	
									кг/га	%
Удержано приростом	2450.6 / 3020.8	42.45 / 39.27	5.87 / 1.96	7.88 / 6.67	5.36 / 2.63	9.05 / 5.62	0.78 / 12.41	0.68 / 0.69	72.07 / 69.25	51.0 / 49.0
Итого	5471.4	81.72	7.83	14.55	7.99	14.67	13.19	1.37	141.32	100
Отчуждается с урожаем	1877.7	32.80	4.66	6.10	4.21	7.06	0.51	0.54	55.88	39.5
Возвращено с опадом	530.3 / 2426.0	9.02 / 31.53	1.16 / 1.58	1.67 / 5.36	1.09 / 2.11	1.90 / 4.51	0.23 / 9.97	0.13 / 0.56	15.20 / 55.62	10.8 / 39.4
Итого	2956.3	40.55	2.74	7.03	3.20	6.41	10.20	0.69	70.82	50.2
Истинный прирост	42.6 / 594.8	0.63 / 7.74	0.05 / 0.38	0.11 / 1.31	0.06 / 0.52	0.09 / 1.11	0.04 / 2.44	0.01 / 0.13	0.99 / 13.63	0.7 / 9.6
Итого	637.4	8.37	0.43	1.42	0.58	1.20	2.48	0.14	14.62	10.3

Кроме того, разные виды и ботанические группы растений по-разному реагируют на почвенное плодородие. Согласно приведенным данным, наиболее отзывчивы бобовые. Так, в составе красноовсяницевой и душистоколосковой ассоциаций бобовые, которые представлены в основном клевером луговым и в меньшей степени клевером ползучим в близких соотношениях, значительно различаются по аккумуляции химических элементов. Количество азота и калия у бобовых при одинаковых феноформах развития душистоколоскового луга почти в 1.5 раза выше, а содержание фосфора, кальция, магния и железа в 1.5 раза ниже, чем у бобовых красноовсяницевого луга (табл. 1, 2). Хвощ полевой в условиях красноовсяницевого луга характеризуется высоким содержанием азота (2.24%), кальция (0.71%) и в отличие от овсяницы красной — низким содержанием магния (0.05%). Доминирующие растения душистоколоскового луга (душистый колосок и полевица обыкновенная) имеют близкие между собой показатели по содержанию химических элементов, значительно уступающие овсянице красной (табл. 2).

Осоки исследуемых участков представлены в основном осокой острой на красноовсяницевом лугу, а на душистоколосковом — осокой просяной. Данные табл. 2 показывают, что осока просяная поглощает большее количество азота, калия, фосфора, кальция, железа и натрия, чем осока острая и даже некоторые ценные злаки. Кормовая ценность мелких осок, в том числе и осоки просяной, неоднократно отмечалась в литературе (Ларин и др., 1950; Матвеева, Знаменская, 1960, и др.).

Характер поглощения элементов растениями группы разнотравья аналогичен таковому бобовых. Многими исследователями (Ларин и др., 1956; Матвеева, Знаменская, 1960, 1963; Матвеева и др., 1964, и др.) некоторые растения группы разнотравья оцениваются в кормовом отношении положительно. Согласно нашим исследованиям, разнотравье прирусловой зоны не только не уступает по содержанию химических элементов другим ботаническим группам, но намного превосходит некоторые злаки (душистый колосок, полевицу обыкновенную); даже несколько выше овсяниц красной и луговой, тимофеевки луговой и клеверов лугового и ползучего.

По убыванию содержания в надземных органах злаков, бобовых и осок фитоценозов прирусловой зоны элементы зольного питания располагаются в следующий ряд: N > Mg > P > K > Ca > Fe > Na. У отдельных же видов и в разных ассоциациях последовательность может быть

иной (P > Mg > Ca > K и др.). Около половины общей суммы элементов составляет азот, остальное приходится на зольные элементы, среди которых содержание магния, фосфора, калия, кальция колеблется в довольно широких пределах, а содержание железа и натрия очень невелико.

Содержание большинства названных элементов в корнях луговых растений значительно ниже, чем в надземных органах. Надземные органы растений красноовсяницевого луга содержат незначительное количество железа, а корни — в 3—7 раз больше. Содержание железа в корнях растений душистоколоскового луга по сравнению с надземными органами еще выше. Содержание натрия как в надземных, так и подземных органах растений невысокое (табл. 1, 2).

Исследуемые растительные сообщества прирусловой зоны характеризуются невысокими запасами надземной и подземной частей фитомассы (13 787.1—16 754.7 кг/га), которая накапливает 333.2—377.8 кг/га зольных элементов и азота, из них 63.4—66.9% сосредоточено в подземных органах. Главная роль в аккумуляции элементов принадлежит доминантам: в красноовсяницевом сообществе — овсянице красной (147.3 кг/га, или 39%), хвощу полевому (49.8 кг/га, или 13.2%); в душистоколосковом — душистому колоску, полевице обыкновенной, овсянице красной, накапливающим в сумме 127.8 кг/га названных элементов. Несколько ниже накопление этих элементов разнотравьем (100.8—109.1 кг/га). Роль остальных групп растений (осоки, бобовые) в аккумуляции указанных элементов невысокая. При общей продуктивности мхов на красноовсяницевом лугу в 806 кг/га содержание в них зольных элементов и азота достигает 24.2 кг/га, или 6.4%. Роль мхов на душистоколосковом лугу существеннее. В 1774.3 кг/га органической массы мхов сосредоточено 41.6 кг/га этих элементов.

Главным элементом, накапливающимся в растениях, является азот (193.0—209.7 кг/га, т. е. более 50% общей суммы элементов). В красноовсяницевых фитоценозах в значительных количествах концентрируются магний, кальций (в сумме 79.6 кг/га) и фосфор (37.3 кг/га). В душистоколосковых же сообществах содержание магния и кальция в фитомассе значительно ниже (46.9 кг/га), показатели фосфора (33.6 кг/га) близкие. Невысокое накопление калия в обоих сообществах объясняется, возможно, помимо других факторов, и низким содержанием его в почве. Относительно высокое накопление в фитомассе железа (29.9—42.4 кг/га) происходит за счет корней. Минимальное количество из всех поглощенных элементов приходится на долю натрия (2.9—3.2 кг/га).

Одним из основных показателей интенсивности биологического круговорота является величина зольных элементов, потребленных на построение годичного прироста. Доля последнего в общем запасе фитомассы исследуемых сообществ находится в пределах 39.6—44.3%. Ежегодное потребление химических элементов нарастающей органической массой прироста для душистоколоскового луга составляет 141.3 кг/га, снижаясь по сравнению с красноовсяницевым лугом на 54.5 кг/га. В приросте, как и в общем запасе фитомассы, по мере убывания накопления элементы можно расположить в следующем порядке: N > Mg > P > Ca > Fe > K > Na.

Безвозвратно отчуждается при сенокошении 1741.5—1877.7 кг/га годичного прироста, в результате чего 55.9—64.6 кг/га химических элементов выносится из биокруговорота, из них больше половины составляет азот (32.8 кг/га). Вынос калия, фосфора, кальция и магния происходит в пределах 4.2—10.7 кг/га, железа и натрия — минимальное количество (соответственно 0.5—1.1 и 0.4—0.5 кг/га).

Опад включает истинный опад (растения и их органы, теряющие связь с материнским растением и падающие на почву) и послесенокосные остатки (стерня), разлагающиеся в течение последующих 1—2 лет. Возврат химических элементов с ежегодным опадом красноовсяницевого (4603.9 кг/га) и душистоколоскового (2956.3 кг/га) лугов составляет соответственно 110.7 и 70.8 кг/га и определяется прежде всего опадом корней (2426.0—3219.1 кг/га), где содержится 55.6—59.8 кг/га химических элементов.

Больше всего с опадом корней возвращается в почву азота (31.5—34.7 кг/га), меньше, но в значительных количествах — железа (6.7—10.0 кг/га); количество калия, фосфора, кальция и магния — в пределах 1.6—6.2 кг/га, натрия — незначительно (0.6 кг/га). Характер возврата элементов с надземными частями растений несколько иной. Азот, как и везде, составляет основную часть (9.0—25.8 кг/га); показатели калия, фосфора, кальция и магния близки и колеблются в пределах 3.3—8.4 кг/га на красноовсяницевом лугу и 1.1—1.9 — на колосковом. Количество химических элементов, закрепленных в истинном приросте, равно 14.6—20.5 кг/га.

Центральная зона поймы

Растения влажноразнотравного луга по характеру аккумуляции химических элементов имеют много общих черт с предыдущими участками прирусловой зоны (табл. 5). Наиболее богаты элементами питания надземные органы бобовых и разнотравья. Корни растений содержат значительно меньше азота и зольных элементов. Увеличение аккумуляции элементов злаками (кроме щучки) связано здесь с отнесением в эту группу овсяницы красной, которая по накоплению элементов питания занимает первое место среди злаков. По содержанию химических элементов щучка близка к доминирующим злакам (душистый колосок и полевица обыкновенная) душистоколоскового луга. Содержание кальция в злаках и осоках ниже, чем в других растениях. Однако в растениях этих групп в заметных количествах накапливается магний (до 0.3%). Значительно возросло содержание железа в корнях, особенно злаков (до 1.1%). По сравнению с другими участками злаки влажноразнотравного луга характеризуются повышенным содержанием натрия, который В. А. Ковда (1944, 1956) относит к «вредным» солям, подчеркивая токсическое действие высокой дозы этой соли на растение.

ТАБЛИЦА 5

Содержание химических элементов в травостое просяноосоково-злаково-ползучелютиковой ассоциации ползучелютикового луга
(процент на абсолютно сухое вещество)

Доминант, ботаническая группа	N	K	P	Ca	Mg	Fe	Na	Сумма элементов
Лютик едкий + лютик ползучий	1.67 / 1.15	0.25 / 0.11	0.45 / 0.34	0.53 / 0.11	0.67 / 0.08	0.013 / 0.197	0.041 / 0.021	3.624 / 2.008
Луговик дернистый	1.26 / 1.09	0.12 / 0.04	0.27 / 0.14	0.05 / 0.08	0.26 / 0.34	0.007 / 0.879	0.017 / 0.026	1.984 / 2.595
Другие злаки	1.61 / 1.32	0.21 / 0.10	0.36 / 0.21	0.12 / 0.09	0.31 / 0.09	0.010 / 1.105	0.052 / 0.026	2.672 / 2.941
Осоки	1.61 / 1.09	0.14 / 0.16	0.25 / 0.49	0.14 / 0.07	0.30 / 0.15	0.010 / 0.338	0.015 / 0.017	2.465 / 2.315
Остальное разнотравье	1.73 / 1.09	0.23 / 0.16	0.47 / 0.26	0.37 / 0.09	0.66 / 0.17	0.011 / 0.361	0.020 / 0.021	3.491 / 2.152
Бобовые	2.53 / 1.97	0.17 / 0.10	0.38 / 0.26	0.43 / 0.07	0.74 / 0.28	0.013 / 0.339	0.037 / 0.031	4.300 / 3.040
Мхи	1.32	0.15	0.27	0.12	0.30	0.104	0.015	2.279

Доминирующие растения пузырчатоосокового луга накапливают основных элементов питания значительно меньше, чем доминанты прирусловой и влажноразнотравного луга центральной зон поймы (табл. 6). Осоки пузырчатая и острая по химическому составу близки между собой. Несколько больше азота, фосфора, магния накапливают осока вздутая и пушица многоколосковая. Наиболее богатым элементами питания является разнотравье (подмаренник болотный, вахта трехлистная, калужница бо-

лотная и др.). В надземных органах растений этого сообщества заметно выше содержание обменного калия, что связано, возможно, с увеличением последнего в почве данного луга. Характер накопления химических элементов осоками и злаками такой же, как и на ранее указанных участках. Аккумуляция рассматриваемых элементов разнотравьем здесь несколько иного характера, и распределение их по убыванию содержания следующее: N > K > P > Ca > Mg > Na > Fe.

ТАБЛИЦА 6

Содержание химических элементов в травостое разнотравно-остроосоково-пузырчатоосоковой ассоциации (процент на абсолютно сухое вещество)

Доминант, ботаническая группа	N	K	P	Ca	Mg	Fe	Na	Сумма элементов
Осока пузырчатая	1.55/0.86	0.14/0.06	0.19/0.13	0.07/0.04	0.24/0.11	0.011/0.535	0.006/0.017	2.207/1.752
Осока острая	1.55/1.03	0.11/0.04	0.19/0.15	0.05/0.07	0.23/0.11	0.011/0.946	0.008/0.015	2.149/2.361
Осока вздутая	1.61/0.92	0.10/0.04	0.23/0.14	0.09/0.04	0.44/0.11	0.022/1.347	0.006/0.017	2.498/2.614
Пушица многоколосковая	1.73/0.86	0.12/0.04	0.28/0.15	0.08/0.06	0.31/0.07	0.012/1.626	0.017/0.017	2.549/2.823
Разнотравье	1.84/1.25	0.50/0.08	0.37/0.34	0.35/0.06	0.32/0.09	0.031/0.745	0.053/0.052	3.464/2.627
Злаки	1.21/0.92	0.15/0.05	0.22/0.13	0.08/0.03	0.25/0.08	0.020/0.593	0.024/0.017	1.954/1.820
Мхи	1.67	0.17	0.27	0.17	0.24	0.365	0.015	2.900

Ползучелютиковый луг по накоплению фитомассы близок к душистоколосковому. В 14 676 кг/га фитомассы его сосредоточено 374.7 кг/га зольных элементов и азота. Характер накопления последних доминантами и ботаническими группами и распределение их в надземной и подземной частях фитомассы подчиняются тем же закономерностям, что и на ранее указанных участках. По сравнению с душистоколосковым лугом здесь несколько повысилось содержание калия (19.7) и железа (68.7 кг/га).

Растительная масса годичного прироста (5440.7 кг/га) содержит 148.9 кг/га зольных элементов и азота, или 39.7% элементов, сосредоточенных в общей фитомассе. Большинство элементов, вовлекаемых в биокруговорот надземными и подземными органами растений, близки по количественным показателям. Это свойственно азоту, калию, фосфору и натрию. Кальций и магний в основном сосредоточены в надземных органах, и наоборот, железо содержится главным образом в корнях (табл. 7).

Из 148.9 кг/га химических элементов годичного прироста 57.1 кг/га, или 38.4%, отчуждаются при сенокошении. В большом количестве выносятся при отчуждении травостоя следующие элементы: N, K, P, Ca, Mg и незначительно Fe, Na.

Первостепенное значение в обогащении почвы органическим веществом и элементами питания принадлежит опаду и в первую очередь корням. С 3192.7 кг/га опада в почву поступает 81.3 кг/га зольных элементов и азота, что составляет 54.6% запасов рассматриваемых элементов в годичном приросте.

Пузырчатоосоковый луг в отличие от других луговых сообществ характеризуется более высокими запасами фитомассы, особенно значительным преобладанием корней (44 058.9 кг/га) над надземной растительной массой (4866 кг/га). Количество элементов, накопленных общей фитомассой, на этом лугу значительно выше (1001 кг/га), чем на ранее указанных уча-

ТАБЛИЦА 7

Круговорот зольных элементов и азота в просяноосоково-злаково-ползучелютиковой ассоциации (кг/га абсолютно сухого веса)

Составная часть круговорота	Фито-масса	N	K	P	Ca	Mg	Fe	Na	Сумма зольных элементов и N	
									кг/га	%
Удержано приростом	2351.9 / 3088.8	38.99 / 36.76	4.86 / 3.58	9.25 / 8.62	6.66 / 2.62	11.70 / 4.79	0.61 / 19.00	0.73 / 0.71	72.80 / 76.08	48.9 / 51.1
Итого	5440.7	75.75	8.44	17.87	9.28	16.49	19.61	1.44	148.88	100
Отчуждается с урожаем	1822.8	30.44	3.81	7.27	5.36	9.28	0.38	0.60	57.14	38.4
Возвращено с опадом	489.6 / 2703.1	8.03 / 32.17	0.99 / 3.13	1.87 / 7.54	1.25 / 2.30	2.30 / 4.19	0.19 / 16.62	0.12 / 0.62	14.75 / 66.57	9.9 / 44.7
Итого	3192.7	40.20	4.12	9.41	3.55	6.49	16.81	0.74	81.32	54.6
Истинный прирост	39.5 / 385.7	0.52 / 4.59	0.06 / 0.45	0.11 / 1.08	0.05 / 0.32	0.12 / 0.60	0.04 / 2.38	0.01 / 0.09	0.91 / 9.51	0.6 / 6.4
Итого	425.2	5.11	0.51	1.19	0.37	0.72	2.42	0.10	10.42	7.0

стках, но характер их накопления аналогичен последним. Растительная масса осок содержит максимальное количество зольных элементов и азота (890.0 кг/га), что составляет 88.9% элементов, находящихся в фитомассе исследуемого луга. В 1861.9 кг/га пушицы сосредоточено 39.6 кг/га анализируемых элементов. Примерно столько же накапливает и разнотравье (38.3 кг/га). Наименьшее значение в аккумуляции элементов питания имеют злаки (9.8 кг/га).

Годичным приростом (его вес 17 742.2 кг/га) данного сообщества ежегодно вовлекается в биокруговорот 372.7 кг/га элементов питания. В отличие от предыдущих участков количество элементов, сосредоточенных в корнях, значительно превышает (в 2.5 раза) содержание последних в надземной части годичного прироста (табл. 8).

Ежегодно отчуждается при сенокошении 2761.9 кг/га зольных элементов и азота, составляя 17.7% этих элементов в годичном приросте.

ТАБЛИЦА 8

Круговорот зольных элементов и азота в разнотравно-остроосоково-пузырчатоосоковой ассоциации (кг/га абсолютно сухого веса)

Составная часть круговорота	Фито-масса	N	K	P	Ca	Mg	Fe	Na	Сумма зольных элементов и N	
									кг/га	%
Удержано приростом	4407.8 / 13334.4	69.80 / 113.34	7.59 / 6.93	10.03 / 19.33	4.37 / 6.40	11.65 / 14.27	1.41 / 104.67	0.66 / 2.27	105.51 / 267.21	28.3 / 71.7
Итого	17742.2	183.14	14.52	29.36	10.77	25.92	106.08	2.93	372.72	100
Отчуждается с урожаем	2761.9	43.64	4.75	6.27	2.71	7.29	0.80	0.41	65.87	17.7
Возвращено с опадом	1634.0 / 11014.7	25.96 / 93.62	2.82 / 5.73	3.73 / 15.97	1.64 / 5.29	4.33 / 11.78	0.57 / 86.46	0.24 / 1.87	39.29 / 220.72	10.5 / 59.2
Итого	12648.7	119.58	8.55	19.70	6.93	16.11	87.03	2.11	260.01	69.7
Истинный прирост	11.9 / 2319.7	0.20 / 19.72	0.02 / 1.20	0.03 / 3.36	0.02 / 1.11	0.03 / 2.49	0.04 / 18.21	0.01 / 0.40	0.35 / 46.49	0.1 / 12.5
Итого	2331.6	19.92	1.22	3.39	1.13	2.52	18.25	0.41	46.84	12.6

Количество опада на пузырчатоосоковом лугу значительно выше, чем в ранее рассмотренных фитоценозах. Его запас составляет около 70% годичного прироста, основная масса которого приходится на долю корней (11 014.7 кг/га), содержащих 220.7 кг/га химических элементов, или 59.2% годичного прироста. В опаде надземных органов содержится 10.5% химических элементов прироста.

Истинный прирост составляет 2331.6 кг/га и представлен главным образом корнями (2319.7 кг/га). В сумме истинный прирост содержит 46.8 кг/га элементов, что составляет 12.6% годичного прироста.

Выводы

1. Содержание химических элементов в растениях-доминантах и ботанических группах пойменных луговых фитоценозов в определенной степени отражает химизм условий местообитания, однако не имеет прямой зависимости от содержания гумуса и подвижных соединений (P, K, Ca, Mg) в почвах, наличие которых связано с условиями накопления их в почве и потреблением растениями.

2. Растения разных ботанических групп луговых растений по-разному реагируют на плодородие почвы, обеспеченность элементами питания. Наименьшие колебания в содержании N, P, K, Ca, Mg присущи осокам и злакам, наиболее велики они у разнотравья и бобовых, накапливающих значительно большее количество химических элементов, чем другие группы растений. Из злаков наиболее высоким содержанием зольных элементов и азота отличается *Festuca rubra*, наименьшим — *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis tenuis*, *Deschampsia caespitosa* и средним — *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Cynosurus cristatus*.

3. В растениях исследуемых пойменных лугов характерно следующее распределение химических элементов (в порядке убывания): N > Mg > > P > K > Ca > Fe > Na. У отдельных же видов и в разных ассоциациях последовательность может быть несколько иной (P > Mg > Ca > K), причем в надземных органах растений азота, кальция, магния, фосфора и калия больше, чем в корнях, и наоборот, железа значительно меньше. В содержании натрия в корнях и надземных органах строгая закономерность не выявлена.

4. Чем продуктивнее луговой фитоценоз, тем интенсивнее биокруговорот веществ в системе фитоценоз—почва. Максимальная величина вовлечения химических элементов в биокруговорот отмечена у пузырчатоосокового луга (1001 кг/га). Красноовсяницевый, душистоколосковый и ползучелютиковый луга характеризуются более низкими показателями главнейших составных частей биокруговорота. Содержание анализируемых элементов в общем запасе фитомассы этих лугов колеблется в пределах 333.2—377.8 кг/га. Накопление элементов в годичном приросте исследованных фитоценозов варьирует от 141.3 до 372.7 кг/га, из которых около 50% ежегодно возвращается в почву с опадом.

5. Изучение обмена веществ между луговой растительностью и почвой показало, что в результате выноса с ежегодно отчуждаемой при сенокошении растительной массой значительного количества элементов питания (до 40% элементов годичного прироста) происходит обеднение почв азотом, фосфором, калием, кальцием, магнием. С целью сохранения плодородия почвы, повышения продуктивности и улучшения качества луговых травостоев необходимо в первую очередь восполнять запасы этих элементов путем внесения значительных доз азотно-фосфорно-калийных удобрений.

ЛИТЕРАТУРА

Базилевич Н. И. 1958. Малый биологический круговорот зольных веществ при лугово-степном почвообразовании. Почвоведение, 12.

Друзина В. Д., И. В. Игнатенко. 1970. Влияние свойств почв и минеральных удобрений на зольный состав растительной массы некоторых луговых сообществ. Тр. БИН АН СССР, сер. III (Геоботаника), вып. XVIII.

Евдокимова Т. И., Л. А. Гришина. 1971. О характере биологического круговорота элементов питания растений в условиях пойменных территорий. В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.

Зонн С. В. 1956. Влияние леса на почву.

Ковда В. А. 1944. Биологические циклы движения и накопления солей. Почвоведение, 4—5. — 1956. Минеральный состав растений и почвообразование. Почвоведение, 1.

Лавренко Е. М., В. Н. Андреев, В. Л. Леонтьев. 1955. Профиль продуктивности надземной части природного растительного покрова СССР от тундр к пустыням. Бот. ж., 40, 3.

Ларин И. В., М. М. Агабабян, Т. А. Работнов, В. К. Ларина, М. А. Косименко, А. Ф. Любская. 1950, 1951, 1956. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. Тт. I, II, III. М.—Л.

Макаревич В. Н. 1968. Об изучении прироста и опада надземной части луговых растительных сообществ. Бот. ж., 53, 8.

Матвеева Е. П., П. К. Гагарин, Л. А. Знаменская. 1964. Биохимический состав некоторых растений группы лугового разнотравья. Бот. ж., 49, 6.

Матвеева Е. П., Л. А. Знаменская. 1960. Химический состав и кормовая характеристика растений, преобладающих на сенокосах и пастбищах Ленинградской области. Тр. БИН АН СССР, сер. III (Геоботаника), вып. XII. — 1963. Химический состав некоторых растений приморских лугов (Прибалтика). Бот. ж., 48, 1.

Першина М. Н., М. Е. Яковлева. 1960. Биологический круговорот зольных веществ в зоне сухих степей СССР. Докл. сов. почвоведов к VII Международному конгрессу почвоведов в США.

Петербургский А. В. 1963. Практикум по агрономической химии.

Ремезов Н. П., Л. Н. Быкова, К. М. Смирнова. 1959. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах европейской части СССР.

Родин Л. Е., Н. И. Базилевич. 1965. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности Земного Шара.

Родин Л. Е., Н. П. Ремезов, Н. И. Базилевич. 1968. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах.

Шалыт М. С. 1960. Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, т. II. М.—Л.

Щербач С. Р. 1977. Эколага-фітацэнатычны аналіз флоры лугавых фітацэнозау поймы цячэння Бярэзіны. Весці АН БССР, сер. біял. навук, 2.

Юркевич И. Д., С. Р. Щербач. 1976. Водно-физические свойства почв луговых ассоциаций поймы верхнего течения Березины. В кн.: Растение и среда. Минск.

Юркевич И. Д., Э. П. Ярошевич. 1974. Биологическая продуктивность типов и ассоциаций сосновых лесов.

Dahlman R. C., C. L. Kucera. 1965. Ecology, 46, 1—2.

Институт экспериментальной ботаники
АН БССР,
Минск.

Получено 22 XII 1978.

SUMMARY

The contents of chemical elements in dominant plants and plants of different botanical groups in flood plaine meadow phytocoenosies have been shown to reflect to a certain extent, the chemism of conditions of the habitat. Meadow plants of various botanical groups react differently to soil fertility and provision with nutritive elements. Distribution of chemical elements in plants of flood plaine meadows has been studied. It has been shown that the higher the productivity of meadow phytocoenosis, the more intensive is the biological turnover of substances within the soil-phytocoenosis system.

УДК 581.9 : 581.55

С. Г. Самбук

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕР ОТРИЦАТЕЛЬНОГО ОБИЛИЯ ВИДОВ ДЛЯ УСТАНОВЛЕНИЯ СТЕПЕНИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СХОДСТВА МЕЖДУ СООБЩЕСТВАМИ

S. G. SAMBUCK. USE OF MEASURES OF THE SPECIES NEGATIVE ABUNDANCE FOR ESTABLISHING THE DEGREE OF THE ECOLOGICAL SIMILARITY BETWEEN THE COMMUNITIES

Величина средней сопряженности любого вида с видами, встреченными на пробной площади, характеризует степень соответствия экологии вида экологическим условиям данного фитоценоза. Этот показатель рассматривается как мера отрицательного обилия вида. Меры сходства между фитоценотическими объектами, рассчитанные на основе таких показателей, дают гораздо более правильные представления об экологических отношениях между растительными сообществами в пределах выборки широкого фитоценотического диапазона, чем традиционные евклидовы расстояния.

Все более широкое распространение в геоботанических исследованиях как в нашей стране, так и за рубежом получает одновременное применение принципов ординации и классификации растительности (Anderson, 1965; Greig-Smith et al., 1967; Whittaker, 1967, 1972, 1973; Williams, Lance, 1968; Александрова, 1969; Василевич, 1972, 1975; Миркин, Розенберг, 1978). Классификацию принято понимать как способ группирования объектов в классы на основании тех или иных общих признаков (Александрова, 1969). Ординация в широком смысле — термин для обозначения методов расположения объектов по координатным осям в некоторой системе отсчета (Orloci, 1973, 1975; Dale, 1975). Осуществление синтетического ординационно-классификационного подхода значительно облегчает использование модели многомерного пространства (пространства, имеющего n измерений). Модель многомерного пространства растительности можно построить, приняв за координатные оси отдельные экологические факторы (Раменский, 1938; Goodall, 1954б) или какую-либо меру обилия вида (Василевич, 1962; Goodall, 1963). На этом основании оценки сходства между фитоценотическими объектами будут интерпретироваться как расстояния между ними в выбранной системе координат. Критерием правильности определения расстояния между объектами в пространстве, осями которого являются показатели обилия видов, должно служить его соответствие расстоянию в пространстве экологических условий, учитывая детерминирующую роль факторов среды в формировании и развитии растительного покрова.

Расстояния между сообществами, определяемые по количественным показателям присутствующих видов, отражают изменение экологических условий, пока сравниваемые ценозы имеют близкий видовой состав. Если число общих видов незначительно или их нет совсем, то меры различий, основанные на обилии присутствующих видов, не реагируют на увеличение расстояния между объектами в экологическом пространстве, т. е. сообщества, значительно различающиеся по экологии слагающих видов, оказываются в одинаковой степени несходными (Swan, 1970; Austin, Noy-Meir, 1971; Gauch, Whittaker, 1972a; Beals, 1973; Austin, 1976).

Первым попытался решить данную проблему Свен (Swan, 1970). Он предложил вычислять для отсутствующих видов степень их отсутствия в конкретном сообществе по сопряженности с присутствующими видами. Свен показал, что меры сходства, учитывающие степень отсутствия видов, дают гораздо более правильные представления об экологических отношениях между растительными сообществами, чем методы, придающие всем нулевым значениям обилия одинаковый вес. Этот вывод подтвердили исследования, проведенные В. И. Василевичем и Н. А. Устюхиной (1976). Для видов, отсутствующих в сообществе, авторы вычисляли отрицательное покрытие A, характеризующее степень отсутствия вида по формуле

$$A = 0 \text{ при } \bar{C} \geqslant +0.20,$$

$$A = \frac{-25\% \, (0.20 - \bar{C})}{1.20} \text{ при } \bar{C} < +0.20,$$

где $\bar{C}$ — средняя сопряженность с видами, присутствующими на пробной площади.

В качестве индекса сопряженности был использован коэффициент Коула (Cole, 1949), который, по мнению авторов, более правильно оценивает степень сопряженности видов, чем коэффициент Дайса (Dice, 1945), применяемый Свеном. Предполагалось, что сумма отрицательных покрытий не должна превышать сумму покрытий присутствующих видов. Для видов одного яруса эта величина была определена в 100%. Максимальное отрицательное покрытие приписывалось видам, имеющим средний коэффициент сопряженности с присутствующими видами —1, так как подобных видов в описании встречалось до четырех; максимальное отрицательное покрытие было принято равным 25%. Вычисления показали, что средний коэффициент сопряженности присутствующего вида с остальными видами этого описания может опускаться до +0.20, поэтому отрицательное покрытие не приписывалось отсутствующим видам, которые имели среднюю сопряженность с присутствующими видами +0.20 и более. В этом случае покрытие отсутствующих видов считали равным нулю. После введения отрицательных покрытий по методу Василевича и Устюхиной евклидовы расстояния растут до тех пор, пока в составе сравниваемых сообществ имеются виды, экологические амплитуды которых перекрываются, что ставит вычисление оценок сходства в зависимость от экологии большинства видов выборки и позволяет сделать их более объективными. Однако установление границы отрицательного покрытия в 25% может вызвать возражение, потому что в таком случае все виды, имеющие среднюю сопряженность с присутствующими, равную —1, уравниваются между собой, хотя могут принадлежать к различным экологическим группам. Сохранение нулевых оценок покрытия для видов, характеризующихся средней сопряженностью с присутствующими видами более +0.20, также не совсем оправдано.

Другой способ вычисления отрицательных покрытий был применен при классификации пойменных лугов бассейна верхней Печоры (Самбук, 1979). Степень отсутствия вида автор вычислял на основе его сопряженности с присутствующими видами и их обилия по формуле:

$$S_a = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n} S_i C_{ai},$$

где S_a — покрытие отсутствующего вида; n — количество видов, встреченных на пробной площади; S_i — покрытие присутствующего вида; C_{ai} — сопряженность отсутствующего вида a с присутствующим i.

В результате учета степени отсутствия значительно возросли расстояния между ассоциациями, увеличилась однородность выделенных единиц. Но и данную меру отрицательного обилия нельзя признать удачной. Низкое среднее покрытие присутствующих видов, выше значения которого не

может подняться оценка покрытия отсутствующего вида, ограничивает область применения этого показателя.

Основным недостатком имеющихся методик определения степени отсутствия вида является, по нашему мнению, учет количества вида на пробной площади при сравнении описаний в пределах выборок широкого фитоценотического диапазона. При анализе именно таких выборок процент нулевых значений обилия очень высок и требуется учитывать степень отсутствия. По-видимому, в этом случае целесообразно ограничиться учетом факта присутствия вида на пробной площади, не принимая во внимание его количественных характеристик. Таким образом, степень отсутствия любого вида выборки (как присутствующего на пробной площади, так и отсутствующего) в конкретном ценозе будет определяться как средний коэффициент сопряженности $\bar{C}$ этого вида с видами, присутствующими на пробной площади. Его величина может служить показателем пригодности данного местообитания для рассматриваемого вида. Если в сообществе количественно преобладают виды, часто встречающиеся вместе в пределах анализируемой совокупности, характеризующиеся положительными значениями сопряженности, то они получат положительную оценку степени присутствия, которую можно рассматривать как своеобразную меру обилия. Сочетание видов различных экологических групп является следствием переходных условий местообитания или их неоднородности в пределах пробной площади. В этом случае присутствующие виды будут характеризоваться более низкой степенью присутствия, которая сможет принимать и отрицательные значения.

Относительно видов, не встреченных на пробной площади, следует сказать, что их отношение к конкретному сообществу будет выражаться в определенной степени отсутствия (отрицательном обилии), пропорциональной различиям в экологии с присутствующими видами. Исключение будут составлять виды, отсутствие которых следует рассматривать как случайное, а сообщества, где они получат оценку обилия, близкую к оценкам присутствующих видов, как флористически неполночленные по данным компонентам.

Может возникнуть ситуация, когда отсутствующий вид будет иметь среднюю сопряженность с видами сообщества, равную —1, т. е. ни на одной из пробных площадей выборки не будет встречен вместе с видами данного сообщества. В таком случае степень отсутствия вида можно определить по его сопряженности с видами, экологические амплитуды которых перекрываются и с амплитудой рассматриваемого вида, и с амплитудами видов, присутствующих на пробной площади.

Для подтверждения сделанных предположений необходим анализ выборки широкого фитоценотического диапазона. В большей степени этому требованию отвечает репрезентативная выборка из 100 геоботанических описаний, полученная при изучении растительности западных предгорий Северного Урала (профиль в районе р. Шайтановки на территории Печоро-Илычского государственного заповедника). На материале этой выборки эвристико-статистическим методом было выделено 18 растительных ассоциаций (табл. 1). Для определения степени отсутствия были вычислены коэффициенты сопряженности Коула для видов, встретившихся более 10 раз на всех 100 пробных площадях выборки. Таких видов оказалось 80. Далее следовало найти средние значения коэффициентов сопряженности с присутствующими видами в каждом из 100 описаний по каждому из 80 видов и получить 100 описаний, содержащих по 80 оценок обилия. Но, принимая во внимание, что классификация описаний уже проведена и получены центры выделенных ассоциаций, можно не производить пересчет по каждому описанию, а оценивать степень отсутствия по спискам центров выделенных ассоциаций.

Правомерность такого подхода была проверена на примере следующих ассоциаций: сосняк лишайниково-зеленомошный, сосняк зеленомошный, елово-пихтарник папоротниковый, ельник влажновысокотравный, ивняк дернистоосоково-таволговый. Для этого во всех 30 описаниях, входящих

ТАБЛИЦА 1

Растительные ассоциации, использованные при ординации

№ п/п	Ассоциация *	Число описаний
1	Сосняк лишайниково-зеленомошный	10
2	Сосняк зеленомошный	3
3	Елово-пихтарник папоротниковый	7
4	Ельник таежно-высокотравный	7
5	Ельник олуговелый	3
6	Ельник влажновысокотравный	6
7	Ельник таволгово-дернистоосоковый	6
8	Ельник черничник зеленомошный	6
9	Ельник хвощево-мелкопапоротниковый зеленомошный	7
10	Ельник черничник мелкопапоротниковый зеленомошный	4
11	Осинник геранево-княжиновый	3
12	Ельник хвощевый долгомошно-сфагновый	15
13	Еловое редколесье кустарничково-долгомошно-сфагновое	9
14	Ивняк дернистоосоково-таволговый	4
15	Сосново-кустарничковое сфагновое болото	5
16	Ерниково-хвощево-сфагновое болото	1
17	Сосново-ерниковое вахтово-сфагновое болото	1
18	Елово-хвощевое вахтово-гипново-сфагновое болото	2

* Ассоциации выделены Т. В. Бибиковой под руководством В. И. Василевича. Автор благодарит за предоставление возможности воспользоваться результатами классификации.

в перечисленные ассоциации, для каждого из 80 видов была определена степень отсутствия как величина среднего коэффициента сопряженности с присутствующими видами, умноженная на 100, и вычислены центры для пяти вышеперечисленных ассоциаций по средним сопряженностям. В центрах, рассчитанных по проективным покрытиям, эти показатели обилия были заменены на средние сопряженности с видами центра, и мы получили возможность проверить существенность различий между центрами, полученными двумя различными методами, с помощью критерия t (Василевич, 1967а). Вычисления показали, что во всех пяти случаях рассчитанные значения t не превышают 2.00, в то время как табличные значения критерия располагаются в пределах от 2.23 до 2.78 (при 95%-м доверительном уровне). Иными словами, между центрами, полученными двумя способами, нет достоверных различий, и в дальнейшем можно пользоваться центрами, рассчитанными по проективным покрытиям, заменив последние на средние межвидовые сопряженности. Как по проективным покрытиям, так и по межвидовым сопряженностям были вычислены евклидовы расстояния между центрами выделенных ассоциаций (табл. 2).

Для того чтобы убедиться, что меры различий, выделенные по средним межвидовым сопряженностям, действительно имеют экологический смысл, мы решили провести ординацию выделенных ассоциаций по методу Брея и Кёртиса (Bray, Curtis, 1957). Ординация Брея и Кёртиса, или полярная ординация (Cottam et al., 1973), проста в вычислительном отношении и дает легко интерпретируемые результаты (Whittaker, Gauch, 1973; Миркин, Розенберг, 1978; Robertson, 1978). Основные возражения против применения данного метода сводятся к следующему: произвольность выбора концов осей ординации и расположение последних не под прямыми углами друг к другу (Austin, Orloci, 1966; Anderson, 1971; Dale, 1975). Отметим, что существует достаточно много способов ликвидации данных ограничений (Beals, 1965, 1973; Bannister, 1968; Maarel, 1969; Swan et al., 1969; Gauch, 1973б). Относительно ординаций, построенных с использованием перпендикулярных осей, Д. Гудолл (Goodall, 1954а) писал, что хотя факторы среды (оси ординации) могут быть статистически ортогональны, но они не независимы биологически, а это значительно влияет на их интерпретацию. Важным аргументом в пользу полярной ординации является мнение о малой пригодности метода главных компонент, который рассматривается как основная альтернатива методике Брея и Кёртиса в случае

ТАБЛИЦА 2

Евклидовы расстояния между ассоциациями, вычисленные по проективным покрытиям видов (левая верхняя часть) и по средним сопряженностям с присутствующими видами

№ ассоциации	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
18	15.9	14.3	16.0	13.8	13.0	12.2	11.5	13.9	12.6	13.3	14.2	14.0	14.1	11.0	15.2	14.3	15.9	
17	16.6	16.3	17.2	16.2	14.5	15.9	15.6	16.1	17.0	16.0	15.4	15.0	13.2	18.6	14.6	16.6		370
16	17.0	16.8	17.3	15.9	14.5	15.4	15.2	16.1	16.7	15.8	16.0	16.5	14.1	13.5	10.6		300	400
15	12.1	11.8	14.9	13.4	11.8	13.0	13.0	11.8	14.1	12.6	13.6	12.3	8.4	13.8		308	181	420
14	13.8	13.9	13.4	11.3	11.4	8.9	6.5	11.8	9.6	11.0	12.0	12.0	13.6		619	317	471	205
13	10.2	9.5	14.2	12.5	11.2	12.0	12.3	9.0	13.1	10.9	12.6	9.2		510	204	581	513	550
12	13.2	10.1	12.8	10.6	11.2	9.6	10.4	7.5	9.7	7.4	12.0		279	503	335	611	630	613
11	14.5	13.1	12.1	5.9	7.7	8.9	10.4	10.9	10.5	9.2		388	512	474	584	676	721	525
10	12.9	10.0	10.0	7.6	9.2	7.2	8.1	6.5	6.2		316	409	455	480	450	430	645	430
9	15.1	12.5	10.9	9.1	10.4	6.4	7.5	9.6		219	418	500	580	232	560	459	577	444
8	9.2	4.7	12.2	9.9	10.4	9.4	10.3		505	316	370	180	259	566	389	600	620	511
7	14.6	12.8	12.0	9.1	9.2	6.3		655	154	525	557	590	600	131	542	460	499	309
6	12.7	10.3	10.9	7.1	8.6		149	619	144	306	510	516	517	165	640	496	540	611
5	13.7	12.8	12.3	7.4		380	440	455	337	313	230	469	611	559	760	580	758	575
4	14.3	12.5	11.5		282	403	488	318	391	211	316	380	470	371	538	617	617	496
3	16.1	14.1		340	281	303	311	499	188	200	371	411	496	300	545	637	626	518
2	7.1		412	350	457	660	601	136	490	395	396	235	310	642	440	650	617	633
1		120	540	425	515	629	635	195	569	340	327	275	383	768	511	527	605	620

Примечание. Номера ассоциаций даны в соответствии с табл. 1.

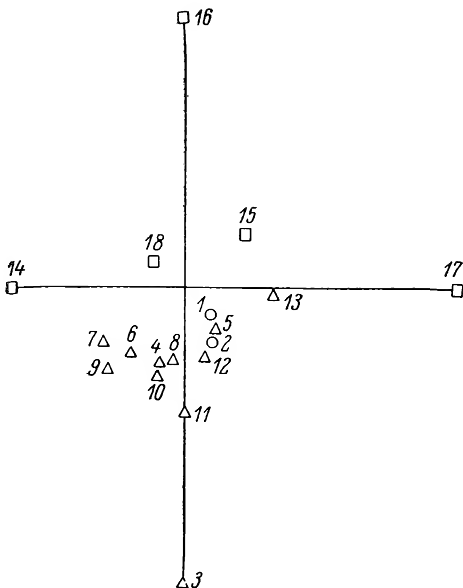


Рис. 1. Схема ординации ассоциаций на основе проективных покрытий присутствующих видов.

Здесь и на рис. 2, 3 *кружки* — сосняки, *треугольники* — ельники, *квадраты* — болотные ассоциации. Номера ассоциаций см. в табл. 1.

значительного варьирования исходного материала (Austin, Noy-Meir, 1971; Gauch, Whittaker, 1972б; Whittaker, Gauch, 1973; Beals, 1973; Orloci, 1973; Kessell, Whittaker, 1976). Предположение о существовании линейной зависимости между видами и экологическими факторами, лежащее в основе метода главных компонент (Orloci, 1973), также ограничивает область оправданного применения этого метода, в то время как полярная ординация свободна от такого недостатка (Beals, 1973).

На рис. 1 представлена полярная ординация выделенных ассоциаций, где мерой различия служит евклидово расстояние, вычисленное по покрытиям присутствующих видов. За концы первой оси выбраны ассоциации ивняк дернистоосоково-таволговый и сосново-ерниковое вахтово-сфагновое болото как наиболее удаленные друг от друга. Вторая ось соединила ассоциации елово-пихтарник папоротниковый и ерниково-хвощево-сфагновое болото, которые также значительно удалены друг от друга и имеют близкие значения координат по первой оси. Значительная удаленность друг от друга ассоциаций болотной растительности говорит о том, что каждая из них развивается в особых условиях заболачивания. Здесь встречаются как олиготрофные, так и эвтрофные болота. Ассоциации довольно разнообразных еловых лесов района исследований и сосняки образуют трудночленимое скопление вблизи центра системы координат. Евклидовы расстояния, рассчитанные по проективным покрытиям присутствующих видов и достаточно хорошо зарекомендовавшие себя при доказательстве синтаксономической дискретности (Василевич, 1967б, 1971; Александрова, 1969), не позволили выявить экологической основы различий между выделенными ассоциациями. Иную картину получаем при ординации, где в качестве меры различий служат межвидовые сопряженности (рис. 2). Для концов первой оси выбраны ассоциации сосняк лишайниково-зеленомошный и ивняк дернистоосоково-таволговый как наиболее удаленные друг от друга.

Следующими по степени различий являются ассоциации ельник олуговелый и сосново-кустарничковое сфагновое болото, которые соответствуют концам второй оси. При новом способе ординации болотные ассоциации образуют ряд, который можно интерпретировать как ряд увеличения проточности увлажнения и богатства вод.

При рассмотрении ассоциаций сосновых и еловых лесов также можно наметить закономерности в расположении компонентов этих групп. В левой нижней четверти плоскости ординации прослеживается ряд, включающий ассоциации сосняк лишайниково-зеленомошный, сосняк зеленомошный, ельник черничник зеленомошный, ельник хвощевый долгомошно-сфагновый, еловое редколесье кустарничково-долгомошно-сфагновое, сосново-кустарничковое сфагновое болото. Увеличение степени увлажненности в означенном направлении несомненно. Интересно, что из всей совокупности ассоциаций в ряд включены объекты, характеризующиеся заметной степенью олиготрофности условий. Полученное взаиморасположение элементов ряда соответствует нашим представлениям об эколого-фитоценотических особенностях перечисленных типов растительных сообществ.

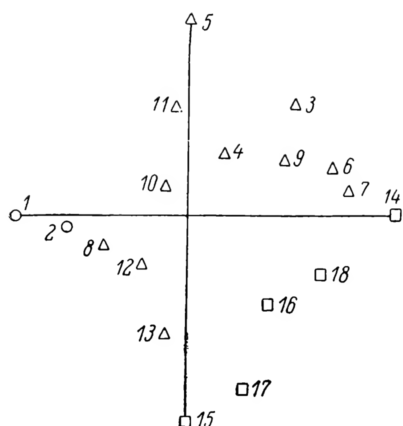


Рис. 2. Схема ординации ассоциаций на основе межвидовых сопряженностей.

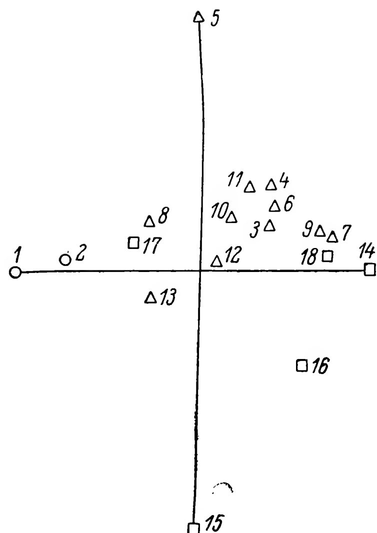


Рис. 3. Схема ординации ассоциаций на основе проективных покрытий, в координатах, принятых на рис. 2.

Возможность достаточно четкого отображения направления варьирования обеспечивается представленностью ряда в массиве описаний (48% описаний выборки приходится на данные ассоциации), что позволило верно раскрыть взаимную сопряженность между большинством видов. Правильность взаиморасположения ассоциаций будет зависеть и от полноты представленности экологических рядов в рассматриваемой выборке, потому что виды близкой экологии чаще будут встречаться в соседних элементах ряда, чем в значительно различающихся типах сообществ.

В правой верхней четверти плоскости ординации можно выделить группу ассоциаций, связанных постепенным изменением набора видов, что отражает определенную закономерность в варьировании условий среды. Рядом с ассоциацией елово-пихтовых папоротниковых коренных лесов, приуроченных к повышениям мезорельефа, характеризуемых значительной примесью пихты, почти полным отсутствием березы, среднебогатыми влажными почвами, располагается ассоциация влажновысокотравных еловых лесов. Это вполне оправдано, так как в сообществах данных ассоциаций много общих видов, но влажновысокотравные ельники встречаются на склонах пармы, где увеличивается количество влаги. Далее следует ассоциация таволгово-дернистоосоковых ельников, представляющая один из вариантов заболачивания еловых лесов в районе исследований. Эта ассоциация как по видовому составу, так и по количественным показателям слагающих компонентов, очень близка к елово-ивовым дернисто-осоково-таволговым эвтрофным болотам, что нашло отражение в расположении данных типов сообществ в пространстве ординации.

Ряд, включающий ассоциации ельник черничник зеленомошный, ельник черничник мелкопапоротниковый зеленомошный, ельник таежно-высокотравный и ельник хвощево-мелкопапоротниковый зеленомошный, можно охарактеризовать определенной эвтрофитизацией условий при примерно одинаковой степени увлажнения.

Геранево-княжиновые осиновые леса, являющиеся производными таежно-высокотравных ельников, располагаются рядом с ними.

Выбор ассоциации олуговелых ельников в качестве конца оси оказался вполне оправдан экологически. Сообщества данного типа сформировались на месте елово-пихтовых папоротниковых лесов в результате вырубки последних (елово-пихтовые папоротниковые леса и располагаются ближе к этой ассоциации, чем другие объекты ординации) и значительно отлича-

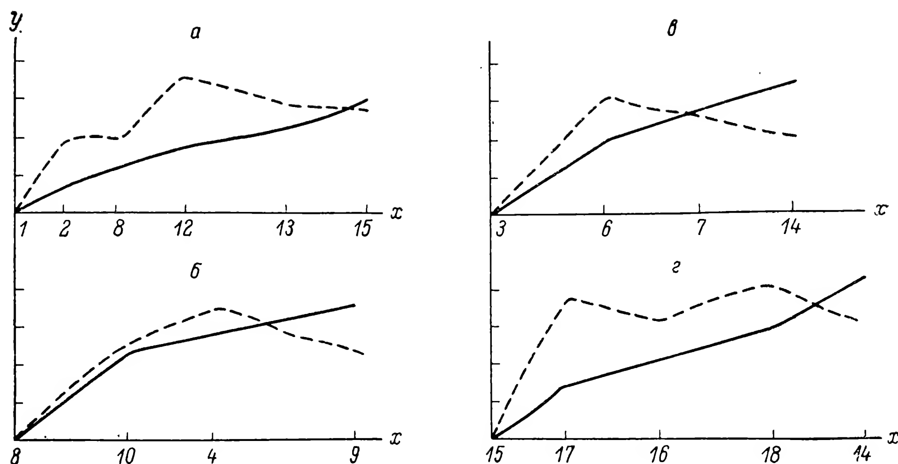


Рис. 4. Возрастание расстояний между ассоциациями в пространстве ординации при увеличении экологических различий между ними.

Номера ассоциаций см. в табл. 1.

ются от остальных ценозов выборки, формируя своеобразный березово-еловый парковый лес с луговыми полянами.

При анализе всей совокупности ординированных объектов можно выделить и общие параметры, изменение которых отражено в приведенной схеме. Если через левую верхнюю и правую нижнюю четверти плоскости ординации провести диагональ, то данное направление можно трактовать как общее увеличение степени увлажнения, диагональ левой нижней и правой верхней четверти плоскости ординации — как общую эвтрофитизацию условий среды. Это является подтверждением мнения, что оси фитоценотической ординации являются диагоналями ординации по факторам среды (Loucks, 1962).

Кроме наших представлений об эколого-фитоценотических особенностях растительных ассоциаций, критерием правильности предложенного способа ординации может служить метод, разработанный Остином и Орлоци (Austin, Orloci, 1966). Для определения эффективности ординации данным методом вычисляется сумма квадратов расстояний между объектами ординации по выбранной оси и полученная величина сравнивается с суммарным квадратом расстояний между всеми элементами системы, т. е. определяется, какую долю расстояний между объектами ординации описывает данная ось. Для первой оси на рис. 2 получаем сумму квадратов расстояний по этой оси, равную 793.210, а для второй оси 627.770 и, принимая во внимание, что сумма квадратов расстояний между всеми элементами системы равняется 3440.330, получаем значение эффективности первой оси ординации, равное 23.0 и второй 18.2%, что для системы двух измерений даст 41.2%. Проделав аналогичные операции с расстояниями, рассчитанными по проективным покрытиям (рис. 1), получаем сумму квадратов расстояний для первой оси 1766.200 и для второй 2017.700, а сумму квадратов расстояний между всеми ассоциациями, равную 23788.000, что позволяет определить эффективность первой в 7.4 и второй оси в 8.4%, что в сумме дает 15.8% — более чем в 2 раза ниже эффективности ординации на основе межвидовых сопряженностей. Для контроля была проведена ординация (рис. 3) по проективным покрытиям в тех же координатах, что и на рис. 2. Полученная величина эффективности ординации оказалась равной 14.1%. Это также ниже эффективности ординации, где в качестве меры различий используются межвидовые сопряженности.

Убедившись в правомерности общей схемы взаиморасположения ассоциаций, проанализируем, насколько меры сходства, учитывающие отрицательное обилие, отражают экологическую близость между объектами ординации в пределах конкретных экологических рядов. Эту операцию

удобно проделать графически. По оси абсцисс отложим расстояния между ассоциациями в пространстве ординации в пределах ряда, а по оси ординат — возрастание расстояний с увеличением экологических различий между ассоциациями. На рис. 4, *а—г* представлены графики для четырех описанных экологических рядов. Штриховой линией показано изменение расстояний, рассчитанных по проективным покрытиям присутствующих видов, сплошной — с учетом отрицательных обилий. В первом случае налицо явление нелинейности ординации (Swan, 1970; Noy-Meir, Austin, 1970; Austin, Noy-Meir, 1971; Jeglum et al., 1971; Gauch, 1973a; Austin, 1976; Noy-Meir, Whittaker, 1977), т. е. отсутствие заметного увеличения расстояний между объектами при увеличении экологических различий. Во втором случае расстояния между ассоциациями постепенно возрастают при увеличении степени экологических различий.

Проведенный анализ подтвердил преимущество показателей обилия, учитывающих степень отсутствия видов, над традиционными евклидовыми расстояниями при установлении различий между геоботаническими объектами и позволил рассматривать среднюю сопряженность с видами сообщества в качестве такого показателя.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. **1969**. Классификация растительности.

Василевич В. И. **1962**. О количественной мере сходства между фитоценозами. Пробл. бот., 6. — **1967а**. К методике анализа границ фитоценозов. Бюлл. МОИП, отд. биол., 72, 3. — **1967б**. Континуум в хвойномелколиственных лесах Карельского перешейка. Бот. ж., 52, 1. — **1971**. К методике выделения растительных ассоциаций с помощью математических методов. В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л. — **1972**. Количественные методы изучения структуры растительности. Итоги науки и техники, сер. Ботаника, 1. — **1975**. Некоторые проблемы классификации фитоценотических объектов. Бот. ж., 60, 5.

Василевич В. И., Н. А. Устюхина. **1976**. Опыт использования отрицательных значений покрытий видов для оценки сходства сообществ. Бот. ж., 61, 1.

Миркин Б. М., Г. С. Розенберг. **1978**. Фитоценология.

Раменский Л. Г. **1938**. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель.

Самбук С. Г. **1979**. Материалы по классификации пойменных лугов притоков верхней Печоры. Бот. ж., 64, 6.

Anderson A. J. B. **1971**. Ordination methods in ecology. J. Ecol., 59, 3.

Anderson D. J. **1965**. Classification and ordination in vegetation science: controversy over a non-existens problem? J. Ecol., 59, 3.

Austin M. P. **1976**. On non-linear species response models in ordination. Vegetatio, 33, 1.

Austin M. P., I. Noy-Meir. **1971**. The problem of non-linearity in ordination: experiments with two-gradient models. J. Ecol., 59, 3.

Austin M. P., L. Orloci. **1966**. Geometric models in ecology. II. An evaluation of some ordination techniques. J. Ecol., 54, 1.

Bannister P. **1968**. An evaluation of some procedures used in simple ordinations. J. Ecol., 56, 1.

Beals E. W. **1965**. Species patterns in Lebanese Poterietum. Vegetatio, 13, 2. — **1973**. Ordination: mathematical elegance and ecological naivete. J. Ecol., 61, 1.

Bray J. R., J. T. Curtis. **1957**. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. Ecol. Monogr., 27, 4.

Cole La Mont C. **1949**. The measurement of interspecific association. Ecology, 30, 4.

Cottam G., F. G. Goff, R. H. Whittaker. **1973**. Wisconsin comparative ordination. In: Handbook of vegetation science, 5. The Hague.

Dale M. B. **1975**. On objective methods of ordinations. Vegetatio, 30, 1.

Dice L. R. **1945**. Measures of the amount of ecological association between species. Ecology, 26, 3.

Gauch H. G. **1973a**. The relationship between sample similarity and ecological distance. Ecology, 53, 3. — **1973б**. A quantitative evaluation of Bray-Curtis ordination. Ecology, 54, 4.

Gauch H. G., R. H. Whittaker. **1972a**. Coencline simulation. Ecology, 53,3. — **1972б**. Comparison of ordination techniques. Ecology, 53, 5.

Goodall D. W. **1954a**. Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. Austral. Journ. Bot., 2, 3. — **1954б**. Vegetational classification and vegetational continua. Festschr. Erwin Aichinger, 1. — **1963**. The continuum and the individualistic association. Vegetatio, 11, 5—6.

Greig-Smith P., M. P. Austin, T. C. Whitmore. 1967. The application of quantitative methods to vegetation survey. I. Association-analysis and PC ordination of rain forest. J. Ecol., 55, 2.
Jeglum J. K., C. F. Wehrhahn, J. M. A. Swan. 1971. Comparisons of environmental ordinations with principal component vegetational ordinations for sets of data having different degrees of complexity. Can. J. Forest Research, 1, 2.
Kessel S. R., R. H. Whittaker. 1976. Comparisons of three ordination techniques. Vegetatio, 32, 1,
Loucks O. L. 1962. Ordinating forest communities by means of environmental scalars and phytosociological indices. Ecol. Monogr., 32, 2.
Maarel E. van der. 1969. On the use of ordination models in phytosociology. Vegetatio, 19, 1.
Noy-Meir I., M. P. Austin. 1970. Principal component ordination and simulated vegetational data. Ecology, 51, 3.
Noy-Meir I., R. H. Whittaker. 1977. Continuous multivariate methods in community analysis: some problems and developments. Vegetatio, 33, 2, 3.
Orloci L. 1973. Ordination by resemblance matrices. In: Handbook of vegetation science, 5. — 1975. Multivariate analysis in vegetation research. Junk, The Hague.
Robertson P. A. 1978. Comparisons of techniques for ordinating and classifying old-growth floodplain forests in southern Illinois. Vegetatio, 37, 1.
Swan J. M. A. 1970. An examination of some ordination problems by use of simulated vegetational data. Ecology, 51, 1.
Swan J. M. A., R. L. Dix, C. F. Wehrhahn. 1969. An ordination technique based on the best possible stand-defined axis and its application to vegetational analysis. Ecology, 50, 2.
Whittaker R. H. 1967. Gradient analysis of vegetation. Biol. Rev., 42, 2. — 1972. Convergences of ordination and classification. In: Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie. Den Haag. — 1973. Direct gradient analysis. In: Handbook of vegetation science, 5. The Hague.
Whittaker R. H., H. G. Gauch. 1973. Evaluation of ordination techniques. In: Handbook of vegetation science, 5. The Hague.
Williams W. T., G. N. Lance. 1968. Choice of strategy in the analysis of complex data. Statistician, 18, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IV 1979.

SUMMARY

On the basis of information carried by the species lacking in the community, the ranking of some bog and forest associations of the west foothills of the North Urals have been constructed. Due to the use of the index of similarity considering the degree of the species absence, it became possible to construct and ecologically substantiate scheme of ranking and to reveal major regularities of variability of the studied sample. The proposed index of similarity may be considered as an ecologically stipulated measure of distance between phytocoenotical objects is in multimerous space.

УДК 581.524.4 (210.5) (282.247.41)

И. А. Яруткин

О ЗОНАЛЬНОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРАВОБЕРЕЖЬЯ СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

I. A. YARUTKIN. ON THE ZONATION OF THE RIGHT BANK OF THE MIDDLE VOLGA

Показана разноречивость геоботанического, почвенного и физико-географического районирования территории Правобережья Средней Волги, проведенного разными авторами. На основании анализа литературы и исследований по топонимике, флористическому составу лесов и почв делается вывод о том, что в геоботаническом отношении северную часть Правобережья Средней Волги по линии г. Моршанск — с. Ельники — р. Алатырь — г. Алатырь — с. Сурское — с. Апастово — г. Камское Устье необходимо относить к зоне хвойно-широколиственных лесов.

Всякое районирование природной территории, будь оно геоботаническое, почвенное, географическое или другое, преследует такие цели, как ориентация народного хозяйства на рациональное использование природных ресурсов и создание условий для развития потенциальных возможностей природы на благо человека.

Автору этих строк неизвестно, есть ли на Земле еще области, кроме Правобережья Средней Волги — территории, заключенной между реками Цна—Ока—Волга и современными южными границами Пензенской и Ульяновской областей, — о районировании которых между учеными различных научных школ велись бы столь жаркие споры в течение почти столетия.

Источником разноречивых суждений исследователей, по нашему мнению, является пестрота растительного покрова указанной территории, сложившаяся в ходе его исторического развития под влиянием географической среды и возрастающего антропогенного воздействия. Этот район находится в широтной полосе между темнохвойной тайгой и степью, фрагменты которых глубоко проникли друг в друга. В настоящее время можно встретить в пределах Правобережья Средней Волги в полосе Примокшанских, Приалатырских и Присурских лесных массивов типичнейшие участки темнохвойной тайги, оторванной от южной тайги малолесной полосой (Приволжье) с колками или более или менее крупными (до 10 тыс. га) участками лиственных лесов. В Приволжье расположены два остепненных участка — Межпьянье и Започинье (Горьковская обл.).

Отправной точкой для начала теоретического спора о принадлежности Правобережья Средней Волги к какой-либо зоне, области, району и т. п. явилась разноречивость двух одновременно появившихся работ: «Физико-географические области Европейской России» Г. И. Танфильева (1896) и «Карта реликтовых лесов, центров распространения и путей переселения лесных деревьев» И. С. Коржинского (1896).

Широтную полосу Окско-Мокшанской низменности, Приалатырья и Присурского лесного массива (в среднем течении р. Суры) Г. И. Танфильев отнес к области смешанных хвойно-широколиственных лесов, а малолесное Приволжье от г. Горького до г. Казани, расположенное севернее, — к области доисторических степей. К сожалению, приходится констатировать, что Г. И. Танфильев не ограничивает во времени понятие

«доисторическое» и в его работе не содержится сведений о доагрикультурной растительности Приволжья.

В отличие от Г. И. Танфильева С. И. Коржинский, считая, что темнохвойные леса наступали с севера и запада, и основываясь на нахождении им остатков еловых лесов в Приволжье на территории северо-западнее линии Касимов—Арзамас—Лысково и севернее линии Лысково—Васильсурск—Алатырь—Казань, отнес их к зоне смешанных хвойно-широколиственных лесов. Необходимо отметить, что в названной работе С. И. Коржинского нет указаний на произрастание хвойно-широколиственных лесов в треугольнике Лукоянов—Алатырь—Ельники (Приалатырье).

Продолжающиеся разногласия по вопросу об отнесении Правобережья Средней Волги к какой-либо определенной зоне усилила не завершенная до настоящего времени дискуссия о взаимоотношениях леса и степи, а также дуба и ели (как зональных эдификаторов), начавшаяся в конце прошлого столетия после категорических заявлений С. И. Коржинского о наступлении леса на степь и ели на дуб (Коржинский, 1891). Однако как ни странно, до начала наших работ (Яруткин, 1968) экспериментальные исследования взаимоотношений ели и дуба, произрастающих на территории Правобережья Средней Волги, не проводились, а до 30-х годов текущего столетия даже не было геоботанических описаний еловых лесов этого района.

Исследования природы Правобережья Средней Волги не привели ученых к единому мнению о районировании этой территории. Это продолжается до наших дней. Так, малолесное Приволжье относят:

— к лесостепи географы — Л. С. Берг (1947), Ф. Н. Мильков (1953), почвоведы — А. С. Фатьянов (1949), В. Н. Смирнов (1968), С. И. Андреев (1971), а также авторы «Физико-географического районирования Среднего Поволжья» (1964);

— к широколиственным лесам — Комиссия по геоботаническому районированию СССР (Геоботаническое районирование СССР, 1947), ботаники — В. В. Алехин (1951), Е. М. Лавренко, В. Б. Сочава (1956), С. Ф. Курнаев (1973);

— к южнотаежной подзоне таежной области почвоведы — авторы труда «Почвенно-географическое районирование СССР» (1962);

— к лесной зоне Русской равнины — географ Н. А. Гвоздецкий (1968);

— к южной полосе хвойно-широколиственных лесов — почвовед И. В. Тюрин (Тюрин и др., 1935), ботаники — А. Д. Плетнева-Соколова (1940) и В. С. Порфирьев (1967).

После проработки литературы, вышедшей до 60-х годов, для автора этой статьи стало совершенно очевидным, что вопрос о зональной принадлежности Правобережья Средней Волги нельзя решить без дальнейших исследований прежде всего истории развития растительности и биолого-экологических особенностей ели и дуба в этом районе, а также анализа флористического состава и типологической инвентаризации лесов (особенно еловых).

Изучение современных материалов устройства лесов, а также архивных материалов по учету лесного фонда на территории Правобережья Средней Волги показало, что в последние два столетия лесистость исследуемого района систематически снижалась. Так, только с конца 70-х годов прошлого столетия до 1966 г. общая площадь лесов района сократилась на 613 тыс. га (или на 12.7%). Основными причинами сокращения площадей лесов являлись сельскохозяйственное освоение лесов и строительство населенных пунктов в центрах лесных массивов.

В лесах этого района ранее ель была представлена более широко, чем указывалось в научной литературе. Только в пределах современных лесов площадь бывших еловых насаждений составляла 586 тыс. га (т. е. около 14% от общей площади лесов), в том числе в Горьковском Правобережье — 421, в Чувашском — 121, в Мордовии — 42 и в Ульяновской обл. — 2 тыс. га (Яруткин, 1977, с. 39—40). По учету Лесного фонда на 1 I 1973 площадь еловых лесов на этой же территории составила лишь 23.6 тыс. га

(т. е. площадь ельников уменьшилась более чем в 13 раз). Подчеркиваем, что вся территория, на которой произрастала ель, расположена в крупных лесных массивах Окско-Мокшанской низменности, Приалатырья и Среднего Присурья, т. е. в полосе, отделенной от р. Волги (признаваемой северной границей лесостепи) малолесной полосой шириной в 100—150 км.

Естественно, нас заинтересовали вопросы: была ли ель когда-либо в малолесном Приволжье? Если была, то когда образовался разрыв ее ареала? Действительно ли здесь ареал ели дизъюнктивный?

Первые письменные сведения о произрастании ели в Приволжье относятся к XIX в. Член Русского географического общества В. Громов (1854, с. 60) писал о растительности вокруг с. Ишаки, расположенного в 25 км южнее г. Чебоксары, следующее: «Ель и сосна малорослые и почти все истреблены. Береза (6 саж.), осина, липа, дуб (9 саж. и выше) растут лесом. Черной смородины и можжевельника мало». Заметим, что в 30-х годах текущего столетия Плетнева-Соколова (1940) здесь описала лишь отдельные кусты можжевельника, которых уже не оказалось при изучении нами растительности вокруг этого же села в 1972 г.

В 80-х годах прошлого столетия С. И. Коржинский (1888, 1889) описывает отдельные деревья и куртины ели на территории Чебоксарского и Цивильского уездов Казанской губернии в девяти местах. Позднее, в 90-х годах, Р. Ризположенский (1895) описал еловые куртины вблизи с. Янгильдино Козмодемьянского уезда Казанской губернии и указал на произрастание обширных еловых и смешанных с елью лесов в районе деревень Чарашкасси (в переводе с чувашского — Ельниково).

В 20-х и 30-х годах нашего столетия произрастание ели в Привожье отмечают А. А. Уранов (1928) — в Лысковском уезде (Горьковская обл.) и Д. С. Аверкиев (1935) — у с. Ичалки рядом с остепненным Межпьяньем. В эти же годы в Чувашии единичные деревья и куртины ели описывает Плетнева-Соколова (1940): в двух местах — в Моргаушском р-не, в девяти — в Чебоксарском, в семи — в Канашском, в восьми — в Цивильском, в трех — в Сундырском.

В 60-х годах, изучая дубравы и смешанные елово-широколиственные леса Разинского лесхоза Горьковской обл., М. А. Гузеева (1969) делает попытку их классификации по типам леса (правда, неудачную).

В начале 70-х годов одиночные деревья ели описывает В. Т. Шаландина (1971) в ныне почти безлесном Апастовском р-не Татарской АССР.

Нами проинвентаризированы почти все ранее описанные одиночные деревья и куртины ели в Приволжье. Попутно таковые нами были обнаружены в лесах Карачуринского и Калининского лесничеств Чувашской АССР и в Козмодемьянском лесничестве Марийской АССР, а вне лесов — у деревень Альгешево и Малое Янгильдино Чебоксарского р-на.

В Приволжье еще более широко распространены остатки сосновых лесов. Единичные деревья и группы сосны описывались здесь всеми исследователями растительности Среднего Повожья, а наличие сосновых колков в Горьковском Приволжье позволило К. К. Полуяхтову (1965) отнести территорию южнее р. Волги до линии Арзамас—Шумерля к району сосново-дубовых лесов.

В 1954 г. выходит в свет капитальный труд А. И. Толмачева «К истории возникновения и развития темнохвойной тайги», где указывается, что многие травянистые и полукустарниковые растения в силу своих биолого-экологических свойств, приобретенных при образовании темнохвойной тайги, в настоящее время являются ее конституционными элементами и нахождение этих видов в лиственных лесах свидетельствует об их еловости в прошлом. К растениям, приуроченным к еловым лесам, различными авторами отнесены виды *Athyrium crenatum* (Sommerf.) Rupr., *A. filix-femina* (L.) Roth, *Circaea alpina* L., *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray, *D. phegopteris* (L.) C. Chr., *Equisetum sylvaticum* L., *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Gymnocarpium dryopteris* (L). Newm., *Linnaea borealis* L., *Lycopodium annotinum* L., *L. clavatum* L., *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Monotropa hypopitys* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Oxalis*

acetosella L., *Pyrola minor* L., *P. rotundifolia* L., *Ramischia secunda* (L.) Garcke, *Trientalis europaea* L., *Vaccinium myrtillus* L. (Толмачев, 1954); *Corallorhiza trifida* Chatel., *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw., *Gymnadenia cucullata* (L.) Rich., *Galium triflorum* Michx., *Thelypteris phegopteris* (L.) Sloss. (Сукачев, 1928, 1934); *Carex pilosa* Scop. (Гордягин, 1933); *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. (Марков, 1935, 1939); *Orchis maculata* L., *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Данилов, 1956); *Carex rhizina* Blytt ex Lindbl. (Порфирьев, 1972).

Изучая литературу о растительности Приволжья (Коржинский, 1887, 1888; Буш, 1891; Ризположенский, 1895; Хитрово, 1907; Гордягин, 1921, 1933; Аверкиев, 1927, 1935, 1947а, б; Алехин и др., 1927; Уранов, 1928; Плетнева-Соколова, 1940, 1952; Коновалов, 1949; Петров, 1955; Данилов, 1956; Куданова, 1965; Порфирьев, 1967; Яруткин, 1974а), мы пришли к выводу, что по существу трудно найти участок леса в Приволжье, где бы совершенно отсутствовали виды, отнесенные к константам темнохвойной тайги.

По материалам наших геоботанических описаний мы произвели сопоставление флористического состава чистых и смешанных с елью лесов Левобережья и Правобережья Средней Волги (относимых: первая — к лесной зоне, вторая — к лесостепи). Ввиду громоздкости списков видов здесь приводим только итоги такого сопоставления (табл. 1), из которых видно, что в смешанных лесах Правобережья Средней Волги бореально-хвойный элемент составляет более 55% видов и даже в 200-летних дубняках Чебоксарской и Яндашевской дач его содержится более 40% от общего числа видов. В этих дубняках доля участия константов темнохвойной тайги (в смысле А. И. Толмачева) составляет 7—12%, хотя эти насаждения находятся в десятках километров от ныне произрастающих ельников. Число константных видов темнохвойной тайги увеличивается по мере приближения к смешанным с елью лесным массивам и возрастания доли участия ели в древостоях. В пределах типов леса флористический состав заволжских (марийских) смешанных елово-широколиственных лесов почти не отличается от флористического состава правобережных (чувашских) смешанных елово-широколиственных лесов. В результате мы пришли к выводу, что между заволжскими ельниками и южной полосой смешанных елово-широколиственных лесов (Приалатырье и Присурье) в сравнительно недавнем прошлом не было разрыва ареала ели, как предполагали Г. И. Танфильев и его последователи, а современные дубравные колки представляют собой не что иное, как производные от смешанных елово-широколиственных лесов; лишь более или менее крупные массивы коренных дубрав, расположенных на плакоре, вероятно, берут начало от лесов атлантического периода.

Дополнением к табл. 1, доказывающей смешанный характер лесов Приволжья, служат данные топонимики Правобережья Средней Волги (см. рисунок). Огромное число топонимов с наименованиями на местных языках лесных растений и животных встречается прежде всего в Приволжье. Это особенно характерно для Чувашии, где одна треть деревень имеет чувашские названия, связанные с лесными растениями, зверями и птицами; из них с корнями слов «лес» — 33, «ель» — 27, «береза» — 19, «сосна» — 13, «липа» — 9, «дуб» — 8, «ольха» — 7, «вяз» — 6, «медведь» — 19, «волк» — 2, «глухарь» — 5, «тетерев» — 2 и т. д. Здесь же имеется 19 деревень, в наименовании которых есть слово «болото», но рядом с ними ныне нет никаких болот, а сохранились лишь кочковатые луга. Подавляющее большинство чувашских названий деревень имеет суффикс «касси» от слова «касас» — рубить, что указывает на вырубку леса при образовании населенных пунктов.

Необходимо подчеркнуть, что топонимы с корнями слов «ель», «сосна», «береза» и «осина» территориально совпадают с дерново-подзолистыми и светло-серыми лесными почвами, более широко распространенными на севере изучаемого района, а с корнями слов «дуб», «липа», «клен», «вяз»,

ТАБЛИЦА 1

Численность видов по флористическим элементам в наиболее распространенных типах елово-широколиственных лесов Чувашской и Марийской АССР

Наименования флористических элементов (по Д. С. Аверкиеву, 1947а)	Ельник кисличный	Ельник волосистоосоковый с дубом				Дубняк волосистоосоковый				Ельник снытево-кисличный		Дубняк кленово-липоволоснытевый	
	Чувашская АССР				Марийская АССР		Чувашская АССР		Марийская АССР	Чувашская АССР			
	кв. 22, Кармалинское лесничество	кв. 63, Алгашинское лесничество	кв. 45, Вурнарское лесничество	кв. 53, Комсомольское лесничество	дендросад Марийского политехнического института	кв. 17, Козмодемьянское лесничество	кв. 56, Марпосадское лесничество	кв. 10, Комсомольское лесничество	дендросад Марийского политехнического института	кв. 40, Комсомольское лесничество	кв. 92, Айбесинское лесничество	кв. 94, Чебоксарская дача	кв. 23, Чебоксарская дача
	число видов на пробных площадях по типам леса												
Всего видов,	41	55	63	57	61	49	47	51	56	41	54	33	42
в том числе Субарктические	4	2	2	3	4	—	—	—	1	1	—	—	—
Бореально-хвойнолесные	32	33	38	36	37	30	25	32	34	29	36	14	17
Среднеевропейско-неморальные	5	20	23	18	20	19	22	19	21	11	18	19	25
Голарктические	14	11	14	16	17	10	10	10	11	10	15	9	9
Европейско-азиатские	4	7	7	8	9	6	6	4	5	3	4	2	1
Европейско-сибирские	7	10	9	9	9	8	8	7	6	9	7	2	5
Европейско-западносибирские	5	7	9	8	10	6	3	6	9	8	6	5	4
Европейские	11	20	24	16	16	19	20	24	25	11	22	15	23
Константы темнохвойных (в смысле А. И. Толмачева)	15	8	11	12	14	9	6	12	13	14	14	4	3

Примечание. Ельник кисличный — малораспространенный тип в Правобережье Волги, однако приводится для сравнения.

ГОРЬКИЙ
Волга
ЧЕБОКСАРЫ
КАЗАНЬ
Лысково
Муром
Ока
Теша
Арзамас
Ичалки
Пьяна
Канаш
Камское Устье
Апастово
Алатырь
Шемурша
Свияга
Темников
Ельники
Сурск
Большой Кувай
УЛЬЯНОВСК
Атюрьево
Цна
САРАНСК
Мокша
Сура
Пашково
Моршанск
Городище

а — ель, б — сосна, в — дуб, г — прочие широколиственные, д — травянистые константы
1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10

Карта топонимов и южной границы ареала ели обыкновенной в Правобережье Средней Волги.

Границы ареала ели по данным: *1* — Кеппен (1885), *2* — Арнольд (1893), *3* — Танфильев (1896), *4* — Коржинский (1896), *5* — Сукачев (1928), *6* — Рубнер (1934), *7* — Алехин (1936), *8* — Кощеев (1950), *9* — Шиманюк (1964), *10* — Яруткин (1977).

Топонимы: *а* — ель, *б* — сосна, *в* — дуб, *г* — прочие широколиственные, *д* — травянистые константы темнохвойной тайги.

«ильм» и «ясень» — с деградированными черноземными, темно-серыми и серыми лесными почвами, расположенными южнее.

Если учесть сказанное и положения о том, что почвы являются свидетелями былой растительности (Гордягин, 1900; Тайчинов, 1964), а ель — общепризнанный сильный подзолообразователь (Сукачев, 1928, 1934; Зайцев, 1931, 1964; Роде, 1937), то естественно напрашивается вывод, что в малолесном Приволжье в доагрикультурное время территории дерново-подзолистых, светло-серых и серых лесных почв были заняты еловыми или смешанными елово-широколиственными лесами. В настоящее время площадь этих почв составляет около половины территории Приволжья. Вышеупомянутые одиночные деревья и куртины ели являются остатками былых еловых лесов.

До каких же пределов распространялись смешанные елово-широколиственные леса доагрикультурного времени?

Первые сведения о южной границе ареала ели в изучаемом районе мы получаем из работы Ф. П. Кеппена (1885), в которой южная граница ареала ели дана по линии Касимов—Моршанск—Арзамас—Лысково—Васильсурск—Алатырь—Ильинка—Казань. Эту же линию признавали границей ареала ели К. Рубнер и А. П. Ильинский, однако последние отмечают наличие островного ареала ели в треугольнике Лукоянов—Алатырь—Ельники (Ильинский, 1937).

По Г. И. Танфильеву (1896), смешанные с елью леса в Правобережье Средней Волги занимают территорию, отграниченную линией: Касимов—Выкса—Сосновское—Дальнее Константиново—Арзамас—Ардатов—Лукоянов—Порецкое—Вурнары—Ибреси—Алатырь—Ельники—Моршанск—Касимов. Аналогичную границу ареала ели проводил В. В. Алехин (1935), однако он считал, что в Правобережье Средней Волги ель проникала с запада по древнеаллювиальным наносам рек Мокши, Алатыря и Суры с их притоками. Поэтому ареал ели, по В. В. Алехину, не дизъюнктивный, а сплошной и примыкает к ельникам левобережий рек Оки и Волги до г. Лысково.

С. И. Коржинский (1896) отметил южную границу ареала ели по линии устье р. Мокши—Арзамас—Лысково—р. Волга—Васильсурск—Шумерля—Алатырь—Казань.

По данным В. Н. Сукачева (1928), граница ареала ели проходит по линии Сасово—Темников—р. Алатырь—г. Алатырь—Казань. Позднее эта же линия с незначительными отклонениями признавалась границей ареала ели при геоботаническом районировании СССР Я. Я. Васильевым (Я. Я. Васильев и др., 1941), Комиссией по естественно-географическому районированию СССР (Геоботаническое районирование СССР, 1947), а также А. Л. Кощеевым (1950), Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавой (1956) и А. П. Шиманюком (1964).

Приведенные литературные данные о границах ареала ели в Правобережье Средней Волги показывают, что разноречивые суждения по этому вопросу свидетельствуют о недостаточной изученности распространения ели. Ясно, что за довольно короткий исторический промежуток времени ель не могла столько раз менять границу своего ареала, так как за последнее столетие не было катастрофических изменений условий ее существования. Приступая к исследованиям распространения ели, мы не игнорировали изменчивости и неустойчивости границ ареалов любых видов. В этом вопросе мы придерживаемся учения об ареалах А. И. Толмачева (1962) и А. П. Шенникова (1964) и считаем, что передвижение границ ареалов видов — явление всеобщее и оно зависит от множества факторов. Ареал видов растений прежде всего определяется их способностью к самовоспроизводству при данных конкретных естественных условиях существования.

Изучение южной границы ареала ели в Правобережье Средней Волги нами проводилось путем анализа лесоустроительных материалов всех лесных предприятий областей и автономных республик, расположенных на этой территории. Кроме этого, в районах, где предполагалось прохожде-

ние границы распространения ели, сделаны геоботанические описания естественно произрастающих одиночных деревьев и куртин ели с подростом. Одновременно произведен анкетный опрос работников лесной охраны и инженерно-технического персонала лесных предприятий о произрастании ели в естественных и искусственных насаждениях; изучен почти столетний опыт создания искусственных еловых насаждений (Яруткин, 1968, 1977), который дал дополнительный материал, подтверждающий отсутствие отрыва ареала ели в полосе Приволжья.

Установленная нашими исследованиями юго-восточная граница ареала ели обыкновенной в Правобережье Средней Волги проходит по линии Моршанск (Тамбовская обл.)—севернее Ширингуши—Атюрьево—Ельники— р. Иресть (Мордовская АССР)—р. Алатырь—р. Сура на 4 км выше Сурское—Большой Кувай (Ульяновская обл.)—Шемурша—р. Карла—р. Була (Чувашская АССР)—Апастово—Камское Устье (Татарская АССР). Эта линия почти полностью совпадает с южной границей шестого — «северного лесостепного» (по Колобову, 1968) климатического района Среднего Поволжья. Островок ареала ели расположен в Городищенском р-не (Ахунский ЛПХ) Пензенской обл. (см. рисунок), отрыв которого от смешанных лесов Среднего Присурья объясняется сведением лесов и превращением лесных земель в пашни и другие сельскохозяйственные угодья.

Таким образом, мы считаем, что в исследуемом районе ель обыкновенная *Picea abies* (L.) Karst. имеет сплошной ареал севернее указанной нами границы. В доагрикультурное время р. Волга не являлась границей «двух ратей» — еловой и дубовой, как писал А. А. Хитрово (1908).

Однако возникает вопрос: в какой период истории развития растительности на территории Правобережья Средней Волги ель достигла максимума расцвета? Для ответа мы подвергли пересмотру материалы спорово-пыльцевых спектров в отложениях голоцена на территории нашего и сопредельных районов, полученные В. С. Доктуровским (1925, 1926), Д. А. Герасимовым (1928), И. П. Герасимовым и К. К. Марковым (1939), М. С. Акимовой (1951), К. С. Андриановым (1961), С. И. Андреевым (1971) и В. Т. Шаландиной (1971). Пересмотр материалов спорово-пыльцевых анализов произведен, основываясь на выводе К. В. Николаевой-Прохоровой и В. Т. Шаландиной (1973) о том, что содержание пыльцы ели более 10% свидетельствует о произрастании ельников на месте взятия образцов для анализа.

Смена восстановленной растительности Правобережья Средней Волги по данным спорово-пыльцевых спектров вышеперечисленных авторов показана в табл. 2.

Спорово-пыльцевые анализы вышеприведенных исследователей являются прекрасным подтверждением гипотезы А. Я. Гордягина (1933, с. 91), который писал: «Если степные формы и играли некогда более значительную роль в растительном покрове теперешней Чувашии, то во всяком случае эта их роль прекратилась уже давно, так как они были с плакорных местообитаний вытеснены распространившимися лесами, уцелев кое-где только по крутым склонам и выходам твердых пород. Возможно, что вытеснение степных форм лесами достигло максимума в самом начале субатлантического периода Блитта-Сернандера, но определенных данных в пользу этого утверждения пока нет».

Показанная нами смена растительности в изучаемом районе хорошо согласуется с результатами почвенных исследований, проведенных И. В. Тюриным (Тюрин и др., 1935), А. С. Фатьяновым (1949), В. Н. Смирновым (1953), А. В. Колосковой (1968), С. А. Андреевым (1971), которые неоднократно обнаруживали в Приволжье почвы с двойным подзолистым горизонтом, соответствующие, по нашему мнению, двухкратному нашествию лесов в голоцене.

Таким образом, последнее широкое распространение ели было в начале суббореального периода (около 4.5 тыс. лет тому назад). К этому же

ТАБЛИЦА 2

Смена растительности Правобережья Средней Волги в голоцене

Период		Годы, лет назад	Растительность
по Блитту-Сернандеру (Д. С. Аверкиев, 1947а)	по М. И. Нейштадту (1957)		
Арктический	Начало древнего голоцена	Около 12 000	Тундра и притундровая растительность. На юго-востоке — сосняки и березняки
Субарктический	Древний голоцен	Более 9800	В начале периода — полное господство сосновых и березовых лесов, с середины периода — смешанные сосново-еловые леса
Бореальный	Ранний голоцен	9800—7700	В начале периода — отступление ели, с середины периода — господство степной растительности
Атлантический	Средний голоцен	7700—5000	Постепенное отступление степной растительности, затем — господство сосново-березовых лесов, к концу периода — наступление широколиственных лесов, появление ели
Суббореальный	» »	5000—2500	Экспансия еловых лесов с севера и запада при господстве широколиственных на глинистых почвах, сосново-березовых — на песчаных и супесчаных почвах
Субатлантический	Поздний голоцен	Последние 2500 лет	Второй максимум ели. Образование смешанных елово-широколиственных лесов и полное вытеснение степной растительности с песчаных территорий севера изучаемого района; образование лесостепи на юге

периоду относит экспансию ели на юг исследуемого нами района и Л. Ф. Правдин (1975).

Постепенный уход ели из ныне малолесного Приволжья, как мы установили, связан с распашкой земель и сведением лесов с территорий с наиболее пригодными для сельскохозяйственных культур глинистыми и суглинистыми почвами. К примеру, по генеральному межеванию на территории современной Чувашии в конце XVIII в. леса занимали 49% площади (История Чувашской АССР, 1966); по состоянию на 1 I 1966 лесистость Чувашии составила 29% (Гурьев, 1970). Ныне существующие леса этой республики занимают лишь песчаные почвы и овражно-балочные системы. В целом по всему изучаемому нами району за последние два с половиной века площадь лесов сократилась на 16.1% (с 41.2 до 25.1%), что пересчитано из данных Цветкова, 1957. Обезлесение территорий сопровождалось интенсификацией выпадения ели из лесных насаждений (Яруткин, 1977).

Массовое заселение восточной части Приволжья чувашами и татарами произошло в XIV—XV вв. (Дмитриев, Паньков, 1958; История Чувашской АССР, 1966; История Татарской АССР, 1968). Заселение и распашка земель Горьковского Правобережья происходили раньше — в XI—XIII вв. (Фатьянов, 1949). К этому времени и относится появление огромного количества топонимов, о чем было сказано выше. Современное расположение населенных пунктов по речным системам, а также возникновение сравнительно новых деревень (конец XVIII—начало XX вв.) указывают на то, что заселение территории Правобережья Средней Волги шло по речным долинам. Площади пахотных угодий увеличивались за счет распашки придолинных земель. В связи с этим в самом начале интен-

сивного истребления лесов уничтожению подверглись, вероятно, чистые еловые насаждения, находившиеся в долинах рек.

Из вышеизложенного мы делаем вывод о том, что период последнего максимального распространения ели по территории Правобережья Средней Волги длился с начала суббореального периода (конец III тысячелетия до н. э.) до агрикультурного времени (начавшегося в XIII—XV вв. н. э.).

В ботанической и лесоводственной литературе со времен А. А. Хитрово (1907, 1908) и Г. Ф. Морозова (1949) утвердилось мнение о том, что на территории Правобережья Средней Волги ель может произрастать только по тальвегам, оврагам и на аллювиальных наносах понижений рельефа. Отрицание вероятности произрастания ели на водоразделах, а также и дискуссия о возможности ее произрастания на всех серых лесных почвах (включая и плакорные местообитания) севернее установленной нами границы ее ареала не имеют под собой основания. Еще в конце прошлого столетия Р. Ризположенский (1895) описал большие массивы смешанных елово-широколиственных лесов, произраставших на серых и темно-серых лесных почвах водоразделов рек Кубни и Хомы, Хомы и Цивиля южнее и юго-западнее г. Канаш в Чувашии, развившихся на выходах юрских и меловых глин. На аналогичных же почвах (но развившихся на моренных глинах) юга Горьковской обл. М. А. Гузеева (1969) описала дубняки, в составе которых ель находится в примеси. И. В. Тюрин (Тюрин и др., 1935) сделал фотоснимок куртины ели, произрастающей в Приволжье на обрывистой бровке прорезающегося оврага обезлесенного склона водораздела, сложенного пермскими мергелистыми глинами.

Нашими полевыми исследованиями с использованием почвенных и рельефных карт установлено, что в северной и восточной частях Присурского лесного массива (в Чувашии), а также в северной части Мокшанского леса (в Мордовии) смешанные елово-широколиственные насаждения распространены именно на светло-серых и серых лесных суглинистых почвах пологих склонов и на темно-серых лесных суглинистых почвах водораздельных плато. На территории всего Присурского лесного массива, начиная от пос. Вурнары и г. Канаш Чувашской АССР до с. Большой Кувай Ульяновской обл., сложенной верхнеюрскими и нижнемеловыми глинами, покрытыми маломощными (до 3 м) третичными и четвертичными песками и супесями, а также лёссовидными суглинками, ель участвует в древостоях повсеместно, образуя чистые и смешанные с другими древесными породами насаждения. Самая высокая точка Чувашии — Сойгинская гора (в Алатырском р-не) — в момент основания деревень Сойгино и Новые Айбеси в конце XIX в. до самой вершины была покрыта смешанными елово-широколиственными лесами, которые и теперь вплотную примыкают к указанным деревням (Яруткин, 1977).

О сокращении площадей ельников южной краевой полосы ареала ели было известно еще в начале текущего столетия. Было также отмечено, что здесь вырубки еловых насаждений возобновляются не елью, а мелколиственными древесными породами (Ососков, 1911; Кедров, 1923). На основании незначительного количества подроста ели, встреченного при исследованиях растительности Горьковского Правобережья, Д. С. Аверкиев отнес здесь ель к вымирающей породе (Аверкиев, 1927). Мы подчеркиваем, что при этом отсутствовал научный анализ биолого-экологических и лесоводственных возможностей ели, выполненный на основе изучения местных ельников. Не были экспериментально изучены закономерности возобновления ели в условиях юга ее ареала. Это привело к ошибочному геоботаническому районированию исследуемого нами района различными авторами, следствием чего явилась дезориентация в ведении лесного хозяйства (только — на сосну и дуб, но — не на ель!). В свою очередь в результате всего этого, а также довольно частых неудач хозяйственных мероприятий по восстановлению ельников, выполненных на основе общих положений, среди поволжских лесоводов возникло неверие в возможность создания высокопродуктивных и устойчивых еловых насаждений, а также появилось отношение к ели как к второстепенной

древесной породе. Эти обстоятельства, мы считаем, способствовали катастрофическому сокращению площадей ельников. Только в последнее столетие площадь их здесь сократилась в девять раз (с 220.5 до 23.6 тыс. га). Исчез огромный еловый массив, существовавший еще в конце XIX в. в центральной и северной частях Присурского леса, указанный на «Карте лесов Симбирского удельного имения. . .» (1885) и в работах Коржинского (1888, 1889, 1891) и Ососкова (1894). Вырублены еловые насаждения Прицнинско-Примокшанского лесного массива. По сути уже реликтовые чистые ельники Темниковского лесхоза Мордовской АССР, изученные нами в 1967 г., погибли в огне пожаров в 1972 г. Распались от старости и от экстремальной засухи 1972 г. расшатанные ветрами «колочные» еловые насаждения среди молодняков и вырубок Ибресинского лесокомбината Чувашской АССР. Исчезает ель и из других лесов южной полосы ее ареала.

Процесс исчезновения ели из лесов Правобережья Средней Волги объясняется не ее конкурентоспособностью, а, как мы установили, прямым истреблением ели человеком при отсутствии восстановительных работ в первую очередь и происшедшими изменениями экологических условий, выразившимися в континентализации климата на обезлесенных территориях (Яруткин, 1977), в понижении уровня грунтовых вод в связи с обезлесением (Сироткина, 1971) и снижении эффективной водорегулирующей способности лесов с возрастанием в них площадей вырубок, гарей, редин и молодняков (Молчанов, 1952, 1973). Отметим, что о резком снижении лесопокрытой площади и увеличении площадей молодняков в XX в. писали И. Д. Артамонов (1951), П. В. Васильев (1963), Д. Г. Гурьев (1970) и В. С. Тонких (1970). Измельчение участков спелых и приспевающих насаждений в крупных лесных массивах сплошными рубками и приобретение лесами колочного характера на территориях, осваиваемых сельским хозяйством, усилили процесс выпадения ели с поверхностной корневой системой вследствие увеличения продуваемости насаждений, что в конечном счете приводило к утере источников обсеменения (Яруткин, 1974а, б, 1977).

Периодически повторяющиеся экстремальные засухи, наблюдавшиеся, например, в 1897—1898, 1938—1939 и 1972—1973 гг., безусловно сильно снижали конкурентоспособность ели и вызывали ее значительное усыхание. Это было отмечено еще М. К. Турским (1902), В. П. Тимофеевым (1944, 1965) и др. Но если учесть, что за последние две тысячи лет не произошло значительного изменения климата европейской части СССР, то необходимо допустить, что аналогичные засухи повторялись и ранее. Тем не менее экспансия ели на юг продолжалась до конца XV в. и она достигла Сурской Шишки (Спрыгин, 1922), где ель произрастает и поныне. В районе наших исследований имеются значительные площади ельников, развивающихся в местообитаниях с высоким уровнем грунтовых вод (до 2.5 м). В засушливые годы они не только не страдают от недостатка воды в почве, а наоборот, увеличивают годичный прирост. Только выпадение минимума годовых осадков в течение нескольких лет понижает у них текущий прирост и вызывает усыхание отдельных деревьев (Яруткин, 1972). Такие насаждения могут служить источником расширения площадей ельников.

Доказательством справедливости наших выводов о причинах исчезновения ели из лесов Правобережья Средней Волги служат хорошо сохранившиеся после засух в 1972—1973 гг. ельники Мордовского государственного заповедника, в лесах которого не производят промышленных рубок в течение более 40 лет.

В современную эпоху на Правобережье Средней Волги прямая смена дуба елью не происходит; она возможна при посредстве мелколиственных пород (Яруткин, 1968, 1974б), однако позиции дуба здесь также очень ослаблены. Только за последние 50 лет дубовые леса дважды подвергались исключительно сильным разрушениям: после экстремально холодной зимы 1941—1942 гг. (Данилов, 1947, 1949; Гурьев, 1970) и в результате

массового размножения листогрызущих вредителей (зимней пяденицы, зеленой дубовой и боярышниковой листоверток) в период 1963—1972 гг. (Фадеев, Московкин, 1973; Аверкиев, 1974; Положенцев, Саввин, 1974). По нашим наблюдениям, зима 1978—1979 гг. также оставила след в жизни дуба: из-за вымерзания наружных почек дуб распустил листья из спящих почек лишь в первой декаде июля 1979 г., во многих лесхозах Среднего Поволжья уже проводятся массовые выборочные санитарные рубки с удалением усохших дубов. Мы и теперь являемся свидетелями поселения березы и осины в разрушаемых дубравах и поэтому допускаем, что если бы в настоящее время человек оставил без своего воздействия естественный процесс разрушения дубрав и смены их мелколиственными породами,то воочию убедился бы в последовательной смене дуба вначале мелколиственными породами, а затем елью, что и происходит на территории Маклаковской дачи Спасского лесничества Горьковской обл. (Яруткин, 1968).

Вызывают недоумение неестественность сужения полосы хвойно-широколиственных лесов на отрезке р. Волги от Лысково до Казани в геоботанических картах (выполненных до 60-х годов) и ее полное исчезновение из карт растительности в книге «Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР» (1976). На этом отрезке Левобережья Волги, относимого к смешанным лесам, дубовые леса произрастают в основном по поймам притоков р. Волги и лишь местами выходят на плакор. Доля дубняков в составе лесов Левобережья ничтожна: их площадь на 1 I 1961 составляла только 17.7 тыс. га (Денисов, 1966). В пределах этого же отрезка на территории Правобережья при меньшей лесистости (в 2 раза) на ту же дату площадь ельников составляла 45.7 тыс. га. На территории Правобережья более 600 тыс. га елово-мелколиственных лесов находятся на стадии восстановления ельников (Яруткин, 1977). Этого нельзя сказать о возможности восстановления дубрав Левобережья (Денисов, 1966). Тем не менее большинство исследователей, занимающихся районированием растительности, исключают малолесное Приволжье из зоны хвойно-широколиственных лесов. И даже Присурский лесной массив площадью около 450 тыс. га, более половины которого занимают хвойные леса и где ель произрастает повсеместно, С. Ф. Курнаев (1973) почему-то относит к центральному округу зоны широколиственных лесов.

Далее. Наличие остепненных участков Горьковского Межпьянья и Започинья считают доказательством принадлежности Приволжья к лесостепи. При этом игнорируется наличие в этом же Межпьянье Ичалковской лесной дачи с елово-сосновыми насаждениями, удаленными от крупных лесных массивов с елью более чем на 50 км, и многочисленных остатков ельников Приволжья. Между тем сохранение остепненного Межпьянья и Започинья как остатков степей бореального времени, по исследованиям В. К. Жучковой (1968), объясняется высокой карбонатностью и сильной дренированностью почв карстовыми процессами. Произрастание степных видов растений на отдельных участках Приволжья нельзя считать достаточным основанием для отнесения этой полосы к лесостепи, так как степные виды в лесной зоне являются реликтами бореального периода (Коржинский, 1887; Гордягин, 1892; Аверкиев Д. С., 1949). Кроме того, нельзя не учитывать вторичного нашествия степных видов в связи с обезлесением территорий в агрикультурное время (Марков, 1935, 1939, 1948), а также факта обилия видов бореально-хвойных лесов в Приволжье (см. выше). Даже флористический состав лугов малолесного Приволжья на 20—30% включает лесные бореальные виды (Плетнева-Соколова, 1940; Аверкиев Д. С., 1947а).

Растительность Левобережья сохранила все признаки зоны хвойно-широколиственных лесов благодаря наличию огромных площадей, занятых песками, практически не пригодными для произрастания сельскохозяйственных культур. Поэтому и в наши дни на территории Левобережья остается много прекрасных сосновых лесов, перемежающихся ельниками и редкими дубняками. Но и здесь земли, пригодные для произраста-

ния дуба и ели, на большей своей части превращены в пашни, а ель и дуб сохраняются только в названиях населенных пунктов — «Кожла-сола» (еловая деревня — с марийского), «Дубки», «Дубовка» и т. п.

Исходя из того, что: в ныне малолесной части Правобережья Средней Волги в доагрикультурное время ельники занимали около одной трети (площадь дерново-подзолистых и светло-серых лесных почв) территории; площадь недавно бывших ельников только на территории современных лесов составляет около 14% от общей площади лесов; современные ельники, особенно смешанные с елью насаждения, произрастают на всех разновидностях дерново-подзолистых, серых лесных почв, развивающихся на пермских, юрских, меловых и моренных (последние на западе исследуемого района) глинах; смешанные елово-широколиственные леса и ныне произрастают на водораздельных плато и в целях правильной ориентации лесного хозяйства на создание смешанных лесов и рационального использования лесных земель путем подбора древесных пород, соответствующих почвам, считаем необходимым при новом геоботаническом районировании отнести к зоне смешанных хвойно-широколиственных лесов северную часть Правобережья Средней Волги, входящую в область сплошного ареала ели обыкновенной, по линии г. Моршанск—с. Ельники—р. Алатырь—р. Сура до с. Сурское—с. Шемурша—с. Апастово—г. Камское Устье.

ЛИТЕРАТУРА

Аверкиев Д. С. 1927. Растительность лесного Заалатырья. В кн.: Производительные силы Нижегородской губернии, 6. Н.-Новгород. — 1935. Растительный покров Окско-Волжского нагорья. Уч. зап. Горьковск. унив., 1. — 1947а. Ботанико-географический анализ Горьковской флоры. Докт. дис. Казань. — 1947б. Некоторые палеогеографические выводы в связи с анализом бореально-хвойного элемента флоры Горьковской области. Уч. зап. Горьковск. унив., 13. — 1949. Степной элемент во флоре Горьковской области и некоторые замечания по вопросу истории степей нашего Союза. Уч. зап. Горьковск. унив., 14.

Аверкиев И. С. 1974. Биопрепараты против вредителей дубрав. Лесное хозяйство, 10.

Акимова М. С. 1951. Отчет об археологических раскопках в 1950 году. Мат. инст. материальной культуры.

Алехин В. В. 1930. Карта растительности европейской части СССР. М. 1 : 7 000 000. Краткий объяснительный текст. — 1934. Растительность лугов р. Цны и нижнего течения р. Мокши (предв. отчет). «Журнал Моск. отд. Русск. ботан. общ.», 1. — 1935. Объяснительная записка к геоботаническим картам б. Нижегородской губернии. М. 1 : 500 000. Горький. — 1951. Растительность СССР в ее основных зонах.

Алехин В. В., Д. С. Аверкиев, М. И. Назаров, А. Е. Жадовский, П. А. Смирнов, А. А. Уранов. 1927. Предварительный отчет о работах Нижегородской геоботанической экспедиции в 1926 году. В кн.: Производительные силы Нижегородской губернии, 6. Н.-Новгород.

Андреев С. И. 1971. Почвы Чувашской АССР. I. История развития почв республики и воздействия на них человека.

Андрианов К. С. 1961. Геологические условия залегания неопалеолитической стоянки близ д. Юнга-Кушерга Марийской АССР. Тр. Марийского НИИ языка, литературы и истории.

Арнольд Ф. К. 1893. Карта Европейской России с показанием распределения лесов. Прил. к кн. «Русский лес», I. Изд. 2-е. СПб.

Артамонов И. Д. 1951. Лесное хозяйство Горьковской области.

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. 1976. М.

Берг Л. С. 1947. Географические зоны Советского Союза, в 2-х томах, т. 1, изд. 3-е.

Буш Н. А. 1891. Ботанико-географические исследования в нагорной части Козмодемьянского уезда Казанской губернии. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., 23, 2.

Васильев П. В. 1963. Экономика использования и воспроизводства лесных ресурсов.

Васильев Я. Я., Б. Н. Городков, А. П. Ильинский. 1941. Пояснительный текст к карте растительности СССР. М. 1 : 5 000 000. М.—Л.

Гвоздецкий Н. А. 1968. Новые материалы по физико-географическому районированию СССР и некоторые проблемы районирования крупных частей Советского Союза. В кн.: Физико-географическое районирование СССР. М.

Геоботаническое районирование СССР. 1947. Тр. Комис. по естеств.-географ. районированию СССР. Геоботанические районы.

Герасимов Д. А. 1928. Зональные черты растительности в истории развития болот б. Казанской губернии. Дневник Всес. съезда ботаников.
Герасимов И. П., К. К. Марков. 1939. Ледниковый период на территории СССР. Тр. Инст. геогр. АН СССР.
Гордягин А. Я. 1892. Почвы Казанской губернии, 2. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., 25, 1. — 1900. Материалы к познанию почв и растительности Западной Сибири. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., 24, 3. — 1921. Растительность Татарской республики. Географическое описание Татарской С. С. Республики, I. Казань. — 1933. Сводный отчет о работе геоботанических экспедиций в Чувашской АССР и некоторых прилегающих районах. Уч. зап. Казанск. гос. унив., 93, 1, 6.
Громов В. 1854. Фенологические наблюдения. В кн.: Сельская летопись, составленная из наблюдений, могущих служить к определению климата России, в 1851 году. 1-е изд. Имп. Русск. географ. общ. СПб.
Гузеева М. А. 1969. Нагорные дубравы юга Горьковской области. Канд. дис. Казань.
Гурьев Д. Г. 1970. Леса и лесное хозяйство Чувашской АССР.
Данилов М. Д. 1947. О причинах различной зимней транспирации побегов разновозрастных деревьев дуба. ДАН СССР, 58, 8. — 1949. Старые культуры дуба в Чувашской АССР. Лесное хозяйство, 8. — 1956. Растительность Марийской АССР.
Денисов А. К. 1966. Дубовые леса Севера. Докт. дис. Красноярск.
Дмитриев В. Д., И. П. Паньков. 1958. Население Чувашского Поволжья в составе Булгарского государства. Мат. истории Чувашской АССР. I.
Доктуровский В. С. 1925. О торфяниках Пензенской губернии. Тр. по изучению заповедников, 3. — 1926. Торфяники Нижегородской губернии по исследованиям 1925 года. В кн.: Производительные силы Нижегородской губернии, 3. Н.-Новгород.
Жучкова В. К. 1968. Русская равнина. В кн.: Физико-географическое районирование СССР. М.
Зайцев Б. Д. 1931. Почвенные условия местопроизрастания сосны и ели. —1964. Лес и почва. Изд. 2-е.
Ильинский А. П. 1937. Растительность земного шара, 3. М.—Л.
История Татарской АССР. 1968.
История Чувашской АССР. 1966. I. С древнейших времен до Великой Октябрьской социалистической революции.
Карта лесов Симбирского удельного имения, расположенного в Симбирской и Пензенской губерниях, с показаниями казенных и частновладельческих. 1885. (Хранится в архиве при Ульяновском обл. Совете нар. депутатов).
Кедров Н. И. 1923. Очерк лесов Казанского края.
Кеппен Ф. П. 1885. Географическое распространение хвойных дерев в Европейской России и на Кавказе. Приложение к 50-му тому Уч. зап. Академии наук. СПб.
Колобов Н. В. 1968. Климат Среднего Поволжья.
Колоскова А. В. 1968. Агрофизическая характеристика почв Татарии.
Коновалов Н. А. 1949. Очерк широколиственных лесов центральной лесостепи. Уч. зап. Уральск. гос. унив.
Коржинский С. И. 1887. Предварительный отчет о почвенных и геоботанических исследованиях 1886 года в губерниях Казанской, Самарской, Уфимской, Пермской и Вятской. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., 16, 6. — 1888. Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботаническом и почвенном отношении. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., 18, 5. — 1889. Северная граница. . ., 19, 6. — 1891. Северная граница. . ., 22, 6. — 1896. Карта реликтовых лесов, центров распространения и путей переселения лесных деревьев.
Кощеев А. Л. 1950. Распространение и лесоводственные свойства древесных пород и кустарников для полезащитных лесонасаждений.
Куданова З. М. 1965. Определитель высших растений Чувашской АССР.
Курнаев С. Ф. 1973. Лесорастительное районирование СССР.
Лавренко Е. М., В. Б. Сочава. (*Ред.*). 1956. Растительный покров СССР. Пояснительный текст к геоботанической карте СССР. М. 1 : 4 000 000, М.—Л.
Марков М. В. 1935. Лес и степь в условиях Закамья. 1. Уч. зап. Казанск. унив., 95, 7. — 1939. Лес и степь в условиях Закамья. 2. Уч. зап. Казанск. унив., 99, 1. — 1948. Растительность Татарии.
Мильков Ф. Н. 1953. Среднее Поволжье. Физико-географическое описание.
Молчанов А. А. 1952. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. — 1973. Влияние леса на окружающую среду.
Морозов Г. Ф. 1949. Учение о лесе.
Нейштадт М. И. 1957. История лесов и палеогеография СССР в голоцене.
Николаева-Прохорова К. В., В. Т. Шаландина. 1973. Опыт сопоставления состава современных хвойных и широколиственных лесов Татарской АССР с субфоссильными спорово-пыльцевыми спектрами. Бот. ж., 58, 11.
Ососков П. А. 1894. Карта лесных дач, бывших XIX Сиявского, XXII Алатырского, XXIV Ибрясского, XXV Тархановского, XXVI Помаевского, XXVII Шемуршинского и части XXVIII Порецкого имений бывшего Алатырского, а ныне

Казанского удельного округа. (Приложение к работе П. А. Ососкова «Зависимость лесной растительности от геологического состава коренных пород», I.) Отдельный оттиск из «Лесного журнала» за 1909 и 1911. СПб. — 1909, 1911—1912. Зависимость лесной растительности от геологического состава коренных пород. Лесной журнал, 1909, 2—5, 8—9; 1911, 3—4; 1912, 4—5.
Петров А. П. 1955. Кайбицкие дубравы. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., 115, 8.
Плетнева-Соколова А. Д. 1940. К вопросу об истории лесов Чувашской АССР. Канд. дис. Казань. — 1952. Растительный покров Чувашской АССР. В кн.: Чувашская АССР (очерки о природе). Чебоксары.
Порфирьев В. С. 1967. Растительность Волжско-Камского края и вопросы ее охраны. Бюлл. МОИП, Отдел. биол., 22, 1. — 1972. Геоботанический метод в лесной типологии. Лесоведение, 3.
Положенцев П. А., И. М. Саввин. 1974. О некоторых причинах отмирания дубрав в Чувашской АССР. Лесное хозяйство, 1.
Полуяхтов К. К. 1965. Крупномасштабное районирование лесов Горьковской области. В кн.: Проблемы современной ботаники, 1. М.
Почвенно-географическое районирование СССР. 1962. М.
Правдин Л. Ф. 1975. Ель европейская и ель сибирская в СССР.
Ризположенский Р. 1895. Почвы Казанской губернии. Естественно-историческое описание Казанской губернии. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., 24, 2.
Роде А. А. 1937. Подзолообразовательный процесс.
Сироткина М. М. 1971. Географический анализ природных факторов оврагообразования и оценка овражной эрозии на территории Чувашской АССР. Канд. дис. Казань.
Смирнов В. Н. 1953. Почвы Марийской АССР. — 1968. Почвы Марийской АССР, их генезис, эволюция и пути улучшения.
Спрыгин И. И. 1922. Борьба леса со степью в Пензенской губернии.
Сукачев В. Н. 1928. Лесные породы. Систематика, география и фитосоциология их, I. Хвойные, 1. — 1934. Дендрология с основами лесной геоботаники.
Тайчинов Н. С. 1964. Почвоведение.
Танфильев Г. И. 1896. Физико-географические области Европейской России. Тр. Вольного эконом. общ., 1, 2.
Тимофеев В. П. 1944. Борьба с усыханием ели. — 1965. Природа и насаждения лесной опытной дачи Тимирязевской сельскохозяйственной академии за 100 лет.
Толмачев А. И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. —1962. Основы учения об ареалах.
Тонких В. С. 1970. Динамика лесного фонда Мордовской АССР. Лесное хозяйство, 10.
Турский М. К. 1902. О последствиях климатических влияний на лес в окрестностях Москвы летом 1897 года. Отчет Московск. лесного общ. за 1897 год.
Тюрин И. В., С. И. Андреев, К. Н. Земляницкий, М. Г. Шендриков. 1935. Почвы Чувашской республики.
Уранов А. А. 1928. Растительность Лысковского уезда. В кн.: Производительные силы Нижегородской губернии, 9. Н.-Новгород.
Фадеев А. В., В. М. Московкин. 1973. Опыт биологической борьбы с вредителями дубрав в Чувашской АССР. Лесное хозяйство, 5.
Фатьянов А. С. 1949. Почвы Горьковской области и методы их окультуривания.
Физико-географическое районирование Среднего Поволжья. 1964.
Хитрово А. А. 1907. Казанские нагорные дубравы. Лесной журнал, 5. — 1908. К вопросу о судьбе дубрав Средней России. Лесной журнал, 1.
Цветков М. А. 1957. Изменение лесистости Европейской России с конца XVII столетия по 1914 год.
Шаландина В. Т. 1971. Основные черты растительного покрова Татарии в голоцене. Канд. дис. Казань.
Шенников А. П. 1964. Введение в геоботанику.
Шиманюк А. П. 1964. Биология древесных и кустарниковых пород СССР.
Яруткин И. А. 1968. О взаимоотношениях дуба и ели в Среднем Поволжье. Лесоведение, 5. — 1972. Влияние погодных условий на рост ели в северной лесостепи Среднего Поволжья. Лесоведение, 1. — 1974а. Растительность северо-восточной окраины Присурских лесов. Мат. научн. конф. по итогам НИР за 1973 г., секция лесного хозяйства. Марийский политехн. инст. — 1974б. Влияние состава опада, подстилки и почвы на всхожесть семян и рост сеянцев ели. Лесоведение, 2. — 1977. Ельники Правобережья Средней Волги (их генезис, типы еловых и смешанных с елью лесов и возобновление ели). Канд. дис. Свердловск.

Марийский политехнический институт,
Йошкар-Ола.

Получено 19 VI 1978,
вторично 11 IX 1979.

SUMMARY

The paper shows inconsistency of geobotanical, soil and physico-geographical divisions of the Right Bank of the Middle Volga by different authors. On the basis of the analysis of literature and studies in toponymics, floristic composition of forests and soils, the author concludes that, from geobotanical point of view, the Northern part of the Right Bank of the Middle Volga (along the line: town Yelniki — river Alatyr — town Alatyr — settlement Surskoye — settlement Apastovo — town Kamskoye Ustye) must be included in the coniferous-broad-leaved forests zone.

СООБЩЕНИЯ

УДК 576.16 (634.0.232.4+252.62)+253

Ю. П. Кожевников

СООТНОШЕНИЯ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ И ЛЕСОТУНДРЫ В СРЕДНЕЙ ЧАСТИ БАССЕЙНА р. АНАДЫРЬ

YU. P. KOZHEVNIKOV. THE SPECIES RATIO OF THE VASCULAR PLANTS OF NORTHERN TAIGA AND FOREST-TUNDRA IN THE MIDDLE PART OF THE BASIN OF THE ANADYR RIVER

Приведен список видов сосудистых растений. Показаны флористические соотношения северной тайги и лесотундры в средней части бассейна р. Анадырь.

В ботанико-географическом отношении средняя часть бассейна р. Анадырь освещена достаточно полно в работах Л. Н. Тюлиной (1936), В. Н. Васильева (1936, 1956), Т. Г. Дервиз-Соколовой (1967), Ю. П. Кожевникова (1976а, б, 1978а, б) и др., однако отсутствие флористического списка по этой территории затрудняет ее сопоставление с другими территориями северо-восточной Азии. Этой статьей мы стремимся частично заполнить существующий пробел в наших флористических знаниях.

Районы наших полевых работ уже были охарактеризованы (Кожевников, цит. соч.). Границу северной тайги и лесотундры в средней части бассейна Анадыря мы проводим севернее с. Марково, через анадырский конец протоки Прорва на р. Осиновую (приток р. Майн) и в ее верховья, а затем по склонам отрогов Корякского нагорья, обращенным в средне-анадырскую впадину. Эта граница оконтуривает с севера лесные районы бассейна Анадыря, в которых на больших площадях выступают эдификаторами *Larix cajanderi*, *Populus suaveolens*, *Salix udensis*, *S. schwerinii*, *Alnus hirsuta*, *Betula cajanderi*, *Pinus pumila*. Северная граница лесотундры, в нашем понимании, огибает низовья р. Белой, хребет Пикульней с юга, низовья р. Танюрер. Ботанико-географическим репером этой границы являются разреженные заросли *Pinus pumila* — лесотундровый тип растительности (Кожевников, 1976а, б, 1978б). В анадырской лесотундре деревья не играют значительной роли, однако кустарниковая и напочвенная растительность этой зоны тесно связана с подобной растительностью северной тайги, но не тундры. Поэтому наличие деревьев не представляет собой основного признака лесотундры (они встречаются и в тундровой зоне), и в этом отношении справедливо мнение Л. Хамет-Ахти (1976), согласно которому многие безлесные типы растительности являются бореальными. В анадырской лесотундре это подтверждается очень хорошо. В частности, болотная растительность лесотундры практически не отличается от таковой северной тайги, но не имеет сходства с болотной растительностью тундровой зоны. Кустарниковый тип растительности анадырской лесотундры составляют в основном бореальные формации, нацело отсутствующие в тундровой зоне.

В приводимом ниже списке суммированы флористические данные по следующим пунктам: северная тайга—окрестности с. Марково и ближайших к ним гор хребта Русского, окрестности с. Ваеги, 40 км выше с. Ваеги по р. Майн, 10 км по р. Майн ниже с. Ваеги, 22 км по р. Майн ниже с. Ваеги,

район впадения в Майн р. Алган, район Алганских гор; южная полоса лесотундры — район р. Осиновой (приток р. Майн), район Вакариной протоки; северная полоса лесотундры — район устья р. Майн, район р. Анадырь близ пос. Отрожный, район пос. Снежный, район пос. Усть-Белая. В список включены виды, не найденные нами, но указываемые цитированными выше авторами. Для обозначения распространения видов в пределах средней части бассейна р. Анадырь приняты следующие обозначения: северная тайга — Т, лесотундра — Л, обе зоны — И.

Список сосудистых растений средней части бассейна р. Анадырь

Woodsia glabella R. Br.: Л
W. ilvensis (L.) R. Br.: И
Cystopteris fragilis (L.) Roth (*C. filix-fragilis* (L.) Bobr.): И
Dryopteris fragrans (L.) Schott: И
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.: И
G. continentale (V. Petrov) Pojark.: И
Equisetum arvense L.: И
E. fluviatile L. (*E. limosum* L.): И
E. palustre L.: И
E. pratense Ehrh.: И
E. scirpoides Michx.: Т
Lycopodium annotinum ssp. *pungens* (Desv.) Hult.: Т
Huperzia selago ssp. *arctica* (Tolm.) A. et D. Löve: Л
Selaginella sibirica (Milde) Hieron: И
Larix gmelinii ssp. *cajanderi* (Mayr) Yu. Kozhevn.: Т
Pinus pumila (Pall.) Regel: И
Juniperus sibirica Burgsd.: И
Sparganium hyperboreum Laest.: И
S. minimum Wallr.: Л
Potamogeton alpinus ssp. *tenuifolius* (Rafin.) Hult.: И
P. filiformis Pers.: Т
P. perfoliatus L.: Т
P. praelongus Wulf.: Т
P. pusillus L.: Т
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.: И
H. odorata (L.) Beauv.: Т
H. pauciflora R. Br.: Л
Alopecurus aequalis ssp. *aristulatus* (Michx.) Tzvel.: И
A. alpinus Smith: Л
A. alpinus ssp. *pseudobrachystachyus* (Ovcz.) Tzvel.: Л
A. alpinus ssp. *stejnegeri* (Vasey) Tzvel.: Л
Agrostis anadyrensis Socz.: И
A. clavata Trin.: Т
A. mertensis ssp. *borealis*, (C. Hartm.) Tzvel.: Л
A. vinealis ssp. *trinii* (Turcz.) Tzvel.: Л
Calamagrostis angustifolia Kom.: Т
C. holmii Lange: И
C. lapponica (Wahlbenb.) C. Hartm.: И
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.: И
C. purpurea ssp. *langsdorffii* (Link) Tzvel.: И
C. purpurascens R. Br.: И
C. sesquiflora (Trin.) Tzvel.: И
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal: И
A. latifolia (R. Br.) Griseb.: И
Deschampsia caespitosa ssp. *orientalis* Hult.: И
Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern.: И
Trisetum sibiricum Rupr.: И
T. sibiricum ssp. *litorale* Rupr. ex Roshev.: Л
T. spicatum (L.) K. Richt.: И
T. spicatum ssp. *molle* (Michx.) Hult.: И
Koeleria asiatica Domin: Л
Poa alpigena (Blytt) Lindm.: И
P. arctica R. Br.: И
P. glauca Vahl: И
P. glauca ssp. *glauca* var. *anadyrica* (Roshev.) Tzvel.: Т
P. glauca ssp. *glauca* var. *bryophila* (Trin.) Tzvel.: Т
P. filiculmis Roshev.: И
P. malacantha Kom.: И
P. palustris L.: Л
P. pratensis L.: И
P. urssulensis Trin.: Т
P. versicolor ssp. *stepposa* (Kryl.) Tzvel.: Т
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.: И
Puccinellia hauptiana V. Krecz.: Л
Festuca altaica Trin.: И
F. auriculata Drob.: И
F. brachyphylla Schult. et Schult. f.: И
F. brevissima Jurtz.: Л
F. lenensis Drob.: Л

F. rubra L.: И
F. rubra ssp. *arctica* (Hack.) Govor. (*F. cryophyla* V. Krecz. et Bobr.): И
Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub: И
Elymus kronokensis ssp. *subalpinus* (L. Neum.) Tzvel. (*E. kronokensis* ssp. *borealis* (Turcz.) Tzvel.): И
E. confusus (Roshev.) Tzvel.: И
E. jacutensis (Drob.) Tzvel.: И
E. macrourus (Turcz.) Tzvel.: И
Leymus ajanensis (V. Vassil.) Tzvel. (*L. interior* (Hult.) Tzvel.): И
Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey.: И
E. medium Anderss.: И
E. polystachyon L.: И
E. scheuchzeri Hoppe: И
E. vaginatum L.: И
Baeothryon caespitosum (L.) A. Dietr.: Л
Eleocharis intersita Zinserl.: И
Kobresia filifolia (Turcz.) Clarke: Л
K. myosuroides (Vill.) Fiori et Paol. (*K. bellardii* (All.) Degl.): Л
K. sibirica (Turcz. ex Ledeb.) Boeck.: Л
K. simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz.: Л
Carex appendiculata (Trautv. et Mey.) Kük.: И
C. atrofusca Schkuhr: Л
C. capitata L.: Л
C. chordorrhiza Ehrh.: И
C. cinerea Poll. (*C. canescens* auct. non L.): И
C. lyngbyei Hornem. (*C. cryptocarpa* C. A. Mey.): И
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth: Т
C. falcata Turcz.: Л
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.: Л
C. globularis L.: И
C. holostoma Drej.: И
C. lapponica O. Lang: И
C. ledebouriana C. A. Mey. ex Trev.: И
C. limosa L.: И
C. lugens H. T. Holm: И
C. melanocarpa Cham. ex Trautv.: И
C. membranacea Hook.: И
C. misandra R. Br.: Л
C. obtusata Liljebl.: Л
C. pallida C. A. Mey.: Т
C. pedata L.: Л
C. pediformis C. A. Mey.: И
C. podocarpa R. Br.: Л
C. quasivaginata Clarke (*C. algida* Turcz. ex V. Krecz.): И
C. rariflora (Wahlenb.) Smith: Л
C. rhynchophysa C. A. Mey.: И
C. rostrata Stokes: Т
C. rotundata Wahlenb.: И
C. rupestris All.: Л
C. saxatilis ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela: Л
C. schmidtii Meinsh.: Т
C. scirpoidea Michx.: Л
C. soczavaeana Gorodk.: И
C. sordida Heurck et Muell. Arg.: Т
C. stans Drej.: И
C. supina ssp. *spaniocarpa* (Steud.) Hult.: Л
C. tenuiflora Wahlenb.: Т
C. tripartita All.: Л
C. utriculata Boott: Т
C. vanheurckii Muell. Arg.: Т
C. vesicata Meinsh.: И
C. williamsii Britt.: Л
Juncus biglumis L.: Л
J. brachyspathus Maxim.: И
J. castaneus Smith: Л
J. triglumis L.: Л
Luzula beringensis Tolm.: Л
L. confusa Lindeb.: И
L. multiflora ssp. *kjellmaniana* (Miyabe et Kudo) Tolm.: И
L. nivalis (Laest.) Spreng.: И
L. rufescens Fisch. ex E. Mey.: Т
Smilacina trifolia (L.) Desf.: И
Tofieldia coccinea Richards.: Л
T. pusilla (Michx.) Pers.: И
Veratrum oxysepalum Turcz.: И
Allium schoenoprasum L.: Л
A. strictum Schrad.: И
Iris setosa Pall. ex Link: И
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.: Л
Populus suaveolens Fisch.: И
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts.: И
Salix alaxensis Cov.: Л
S. arctica Pall.: Л
S. chamissonis Anderss.: И
S. fuscescens Anderss.: И
S. glauca L.: И
S. hastata L.: И
S. krylovii E. Wolf: И
S. lanata ssp. *richardsonii* (Hook.) A. Skvorts.: И
S. myrtilloides L.: И
S. polaris Wahlenb.: Л
S. pseudopentandra (Flod.) Flod.: И
S. pulchra Cham.: И
S. pulchra var. *anadyrensis* (Flod.) A. Skvorts.: И
S. reticulata L.: Л
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.: И
S. schwerinii E. Wolf: И
S. sphenophylla ssp. *pseudotorulosa*

A. Skvorts.: И
S. tschuktschorum A. Skvorts.: Л
S. udensis Trautv. et Mey.: И
S. xerophila Flod.: И
Betula cajanderi Sukacz.: И
B. cajanderi ssp. *minutifolia* Ju. Kozhevn.: И
B. extremiorientalis Kuzen. et V. Vassil.: И
B. middendorffii Trautv. et Mey.: И
B. nana ssp. *exilis* (Sukacz.) Hult.: И
Alnus fruticosa Rupr.: И
A. hirsuta (Spach) Rupr.: И
A. kamtschatica (Regel)Kom.: И
Urtica angustifolia Fisch. ex Hornem.: Т
U. dioica L.: Т
Oxyria digyna (L.) Hill: Л
Rumex acetosa ssp. *lapponicus* Hiit.: Л
R. acetosa ssp. *pseudoxyria* Tolm.: Л
R. aquaticus L.: И
R. arcticus Trautv.: И
R. graminifolius Lamb.: Л
R. sibiricus Hult.: И
Polygonum bistorta ssp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky: Л
P. humifusum Pall. ex Ledeb.: И
P. laxmannii Lepech.: Л
P. tripterocarpum A. Gray: И
P. viviparum L.: И
Chenopodium album L.: И
Corispermum crassifolium Turcz.: И
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.: Л
C. arctica Adams: Л
Stellaria calycantha (Ledeb.) Bong.; Л
S. ciliatosepala Trautv.: И
S. crassifolia Ehrh.: Л
S. edwardsii R. Br.: И
S. fischerana Sér.: Л
S. longifolia var. *lanceolata* Perf.: И
S. media (L.) Vill.: Т
S. palustris Retz.: Л
S. peduncularis Bunge: И
S. radians L.: И
Cerastium arvense L.: И
C. beeringianum Cham. et Schlecht. ssp. *beeringianum*: И
C. beeringianum ssp. *bialynickii* (Tolm.) Tolm.: Л
C. maximum L.: И
Sagina intermedia Fenzl: И
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.: И
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.: Л
M. rubella (Wahlenb.) Hiern: И
Arenaria capillaris Poir.: Л
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl: И
Wilhelmsia physoides (Ser.) McNeill (*Merckia physoides* (Ser.) Fisch. ex Cham. et Schlecht.): И
Silene acaulis (L.) Jacq.: Л
S. repens Patrin: И
S. stenophylla Ledeb.: И
Lychnis sibirica ssp. *samojedorum* Sambuk: Л
Gastrolychnis affinis (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozh.: И
G. apetala (L.) Tolm. et Kozh.: Л
G. violascens Tolm.: Л
Dianthus repens Willd.: И
Nymphaea tetragona Georgi: Т
Caltha arctica ssp. *sibirica* (Regel) Tolm.: И
C. arctica ssp. *violacea* (Khokhr.) Ju. Kozhevn.: И
C. natans Pall. ex Georgi: Л
Aconitum delphiniifolium ssp. *anadyrense* Worosch.: И
Anemone richardsonii Hook.: И
A. sibirica L.: Л
Pulsatilla dahurica (Fisch. ex DC.) Spreng.: И
P. nuttalliana ssp. *multifida* (G. Pritz.) Aichele et Schwegler: И
Beckwithia chamissonis (Schlecht.) Tolm.: Л
Batrachium trichophyllum ssp. *lutulentum* (Perrier et Song.) Janch.: И
Ranunculus borealis Trautv.: Т
R. gmelinii DC.: И
R. hyperboreus Rottb.: Л
R. lapponicus L.: И
R. repens L.: Т
R. reptans L.: И
Thalictrum alpinum L.: И
T. minus ssp. *kemense* (Fries) Cajand.: Т
T. sparsiflorum Turcz. et Fisch. et Mey.: И
Papaver lapponicum ssp. *orientale* Tolm.: Л
P. microcarpum ssp. *czekanowskii* (Tolm.) Tolm.: Л
P. microcarpum ssp. *ochotense* (Tolm.) Tolm.: Т
P. radicatum ssp. *occidentale* Lundstr.: И
Dicentra peregrina (J. Rudolph) Makino: Т
Corydalis sibirica (L. f.) Pers.: Т
Descurainia sophioides (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz: И
Ermania parryoides (Cham.) Botsch.: И

Erysimum cheiranthoides L.: И
E. pallasii (Pursh) Fern.: Т
Barbarea orthoceras Ledeb.: Л
Rorippa barbareifolia (DC.) Kitag.: И
R. palustris (L.) Bess.: Л
Cardamine microphylla Adams: Л
C. pratensis ssp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz: И
Parrya nudicaulis (L.) Regel: Л
Arabis petraea ssp. *umbrosa* (Turcz.) Tolm.: И
Alyssum obovatum (C. A. Mey.) Turcz. (*A. biovulatum* N. Busch): Л
Draba cinerea Adams: Т
D. fladnizensis Wulf.: Л
D. lactea Adams: Л
D. nivalis Liljebl.: И
Rhodiola rosea L.: И
Sedum cyaneum J. Rudolph: И
S. purpureum (L.) Schult.: И
Saxifraga anadyrensis Losinsk.: Т
S. cherlerioides D. Don: Л
S. firma Litv. ex Losinsk.: И
S. flagellaris Willd. ex Sternb.: Л
S. foliolosa R. Br.: Л
S. hieracifolia Waldst. et Kit.: И
S. hieracifolia var. *longifolia* Engl. et Irmsch.: Л
S. hirculus L.: И
S. nelsoniana D. Don: И
S. nivalis L.: И
S. oppositifolia L.: Л
S. punctata L. (*S. redowskyana* Sternb.): Т
S. serpyllifolia Pursh: Л
Chrysosplenium tetrandrum (Lund) Th. Fries: Т
Parnassia palustris L.: И
Ribes dikuscha Fisch. ex Turcz.: Т
R. triste Pall.: И
Spiraea salicifolia L.: И
S. stevenii (Schneid.) Rydb.: И
Aruncus kamschaticus (Maxim.) Rydb.: И
Sorbus anadyrensis Kom.: И
Rubus arcticus L.: И
R. chamaemorus L.: И
R. sachalinensis Lévl.: И
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz (*Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb.): И
Comarum palustre L.: И
Potentilla anadyrensis Juz.: И
P. arenosa (Turcz.) Juz.: Л
P. nivea L.: Т
P. stipularis L.: И
P. uniflora Ledeb.: Л
Dryas octopetala L.: Л
Sanguisorba officinalis L.: И
Rosa acicularis Lindl.: И
Astragalus alpinus L.: И
A. frigidus (L.) A. Gray: Т
A. schelichowii Turcz.: И
Oxytropis adamsiana ssp. *vassilczenkoi* (Jurtz.) Ju. Kozhevn.: И
O. ajanensis (Regel et Til.) Bunge (*O. semiglobosa* Jurtz.): Л
O. tschuktschorum Jurtz.: Л
Oxytropis sp. nova: Т
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Tell.: И
Vicia macrantha Jurtz.: И
Lathyrus pilosus Cham.: Т
Geranium erianthum DC.: Л
Callitriche subanceps V. Petrov: Л
C. verna L.: Т
Viola epipsila ssp. *repens* (Turcz. ex Trautv. et Mey.) W. Beck.: И
Impatiens noli-tangere L.: Т
Chamerion angustifolium (L.) Holub (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.): И
Ch. latifolium (L.) Holub: И
Epilobium davuricum var. *arcticum* (Sam.) Polun.: Т
E. palustre L.: И
Hippuris vulgaris L.: И
Myriophyllum spicatum L.: И
Anthriscus demula (Woronow) Schischk.: Т
Bupleurum triradiatum Adams ex Hoffm.: Т
Cicuta virosa L.: И
Sium suave Walt.: Л
Cnidium ajanense (Regel et Til.) Drude: Т
C. cnidiifolium (Turcz.) Schischk.: Л
Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb.: И
Pachypleurum alpinum Ledeb.: Л
Pyrola incarnata (DC.) Freyn: И
Orthilia obtusata (Turcz.) Ju. Kozhevn.: И
Empetrum nigrum L.: И
Ledum palustre L.: И
L. palustre ssp. *decumbens* (Ait.) Hult.: И
L. macrophyllum Tolm.: Т
Rhododendron aureum Georgi: И
R. camtschaticum ssp. *glandulosum* (Standl.) Hult.: Т
R. parvifolium Adams: Л
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.: Т
Cassiope ericoides (Pall.) D. Don: Т
C. tetragona (L.) D. Don: Л
Andromeda polifolia L.: И
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench: И

Arctous alpina (L.) Niedz.: И
A. erythrocarpa Small: Л
Vaccinium uliginosum L.: И
V. uliginosum ssp. *microphyllum* Lange: И
V. vitis-idaea L.: T
V. vitis-idaea ssp. *minus* (Lodd.) Hult.: И
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.: И
Diapensia lapponica ssp. *obovata* (Fr. Schmidt) Hult.: Л
Androsace filiformis Retz.: T
A. ochotensis Willd. ex Roem. et Schult.: Л
A. septentrionalis L.: И
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.: Л
Trientalis europaea L.: И
Gentiana algida Pall.: Л
G. barbata Froel.: T
G. glauca Pall.: Л
Menyanthes trifoliata L.: И
Armeria arctica (Cham.) Wallr.: Л
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.: И
P. boreale Adams: Л
Eritrichium aretioides (Cham.) DC.: Л
E. chamissonis DC.: Л
E. villosum (Ledeb.) Bunge: Л
Mertensia kamczatica (Turcz.) DC.: T
Myosotis asiatica (Vestergr.) Schischk. et Serg.: Л
Lappula squarrosa (Retz.) Dumort. (*L. echinata* Gilib.): И
Dracocephalum palmatum Steph.: И
Thymus serpyllum L. s. l.: Л
Veronica incana L.: T
Lagotis glauca ssp. *minor* (Willd.) Hult.: Л
Castilleja pallida (L.) Kunth (*C. pavlovii* Rebr.): И
C. rubra (Drob.) Rebr.: И
Pedicularis albolabiata (Hult.) Ju. Kozhevn.: Л
P. amoena Adams ex Stev.: Л
P. capitata Adams: И
P. labradorica Wirsing: И
P. langsdorfii Fisch. ex Stev.: Л
P. lapponica L.: И
P. oederi Vahl: Л
P. parvifolia ssp. *pennellii* (Hult.) Hult.: И
P. sudetica ssp. *interioides* Hult.: T
P. verticillata L.: И
P. willdenovii Vved.: И
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.: И
Pinguicula variegata Turcz.: T
P. villosa L.: T
Utricularia intermedia Hayne: И
U. vulgaris L.: И
Galium baicalense Pobed.: И
G. boreale L.: И
G. verum L.: И
Lonicera edulis Turcz. ex Freyn: T
Adoxa moschatellina L.: T
Valeriana capitata Pall. ex Link: И
Campanula lasiocarpa Cham.: T
Aster alpinus L.: Л
A. sibiricus L.: И
Erigeron politus Fries (*E. elongatus* Ledeb. non Moench): И
E. komarovii Botsch.: Л
Antennaria dioica (L.) Gaertn.: И
A. friesiana (Trautv.) Ekman: T
Leontopodium ochroleucum Beauverd: Л
Ptarmica alpina (L.) DC.: И
Tanacetum boreale Fisch. ex DC.: И
Chrysanthemum bipinnatum L.: Л
Artemisia arctica Less.: Л
A. borealis Pall.: Л
A. furcata Bieb.: Л
A. glomerata Ledeb.: Л
A. gmelinii ssp. *scheludjakoviae* Korobkov (*A. tanacetifolia* auct.): И
A. kruhsiana Bess.: И
A. laciniata Willd.: Л
A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke: T
A. tilesii Ledeb.: И
Nardosmia frigida (L.) Hook.: И
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin: И
A. iljinii (Maguire) Iljin: И
Senecio congestus (R. Br.) DC.: И
S. resedifolius Less.: Л
S. subfrigidus Kom.: T
S. tundricola Tolm.: Л
Saussurea nuda Ledeb.: И
S. oxyodonta Hult.: И
S. tilesii (Ledeb.) Ledeb.: Л
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.: Л
Mulgedium sibiricum (L.) Less.: И
Cacalia hastata L.: T
Taraxacum alascanum Rydb.: T
T. ceratophorum (Ledeb.) DC. s. l.: T
T. lateritium Dahlst.: T
Scorzonera radiata Fisch. ex Ledeb.: Л

Приведенный список включает 433 вида, что свидетельствует о бедности среднеанадырской флоры. Это уже было подчеркнуто при анализе марковской флоры (Кожевников, 1978а), которую составляют всего 172 вида. Местные флоры северной тайги на Анадыре оказываются беднее, чем местные флоры лесотундры. Таким образом, объем фитомассы не всегда положительно коррелирует с числом видов. Об этом же свидетельствует сравнение местных флор лесотундры и Чукотки (т. е. тундровой зоны). Объем чукотских флор часто превосходит объем анадырских лесотундровых флор или же равен ему, но при этом фитомасса чукотских тундровых ландшафтов всегда меньше фитомассы анадырских лесотундровых ландшафтов.

На рассматриваемой территории имеются следующие флористические отношения. Только в северной тайге отмечено 70 видов — 16% (однако несколько видов, не обнаруженных в лесотундре, встречаются на Чукотке, например *Dicentra peregrina*, *Erysimum pallasii*, *Saxifraga punctata*, *Potentilla nivea*, *Loiseleuria procumbens*, *Epilobium davuricum*, *Bupleurum triradiatum* и др.). Только в лесотундре зафиксировано 127 видов (30%). 236 видов (54%) являются общими для северной тайги и лесотундры.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. (1960—1975) 1—7. — Васильев В. Н. (1936). Оленьи пастбища Анадырского края. Тр. Аркт. инст., 62. — Васильев В. Н. (1956). Растительность Анадырского края. — Дервиз-Соколова Т. Г. (1967). Растительный покров и особенности флоры в районе пос. Усть-Белая (среднее течение р. Анадырь). В кн.: Биологические основы использования природы севера. Сыктывкар. — Кожевников Ю. П. (1976а). Вниз по Майну и Анадырю от с. Ваеги до с. Усть-Белая. Бот. ж., 61, 4. — Кожевников Ю. П. (1976б). Типы растительности Чукотки и Анадырского края. VII симпозиум «Биологические проблемы севера». Петрозаводск. — Кожевников Ю. П. (1978а). Растительность и флора окрестностей села Марково (среднее течение Анадыря). В кн.: Флора и растительность Чукотки. Владивосток. — Кожевников Ю. П. (1978б). Сравнительный анализ двух субарктических флор Чукотки. Автореф. канд. дис. Л. — Тюлина Л. Н. (1936). О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношениях с тундрой. Тр. Аркт. инст., 40. — Хамет-Ахти Л. (1976). Биотические подразделения бореальной зоны. В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 I 1979.

УДК 561 (571.5 11)

Ж. М. Белорусова, В. В. Украинцева

ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ ПОЗДНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА И ГОЛОЦЕНА БАССЕЙНА р. НОВОЙ НА ТАЙМЫРЕ

J. M. BELORUSOVA, V. V. UKRAINTSEVA. PALEOGEOGRAPHY OF THE LATE PLEISTOCENE AND HOLOCENE OF THE BASIN OF THE RIVER NOWAJA (TAJMYR)

На основании геолого-морфологического и палинологического анализов плейстоценовых и голоценовых отложений выявлена ритмичная смена условий осадконакопления, климата и растительного покрова бассейна р. Новой (Восточный Таймыр) за последние 30 тыс. лет.

Палеогеография позднего плейстоцена и голоцена Севера Евразии отражает в основном изменение палеоклиматов и смены растительного покрова. В последние годы заметно повысилась достоверность палеогеографических построений благодаря выделению стратотипов, обеспеченных радиоуглеродными датировками.

Вместе с тем реконструкция палеогеографических условий весьма обширных территорий советской Арктики и Субарктики проведена путем интерполяции материалов по смежным районам, вследствие чего допущены вполне объяснимые неточности в обобщениях. По бассейну р. Новой на Таймыре нет достаточного количества аналитических материалов, поэтому этот район имеет приблизительную схему поздне- и послеледниковья.

Стратотипы для всего Таймыра располагаются в низовьях Енисея. Бассейн р. Новой, находясь в центре Северосибирской низменности, полностью входит в регион Приенисейской Сибири. Такое объединение оправдано только на данном этапе изученности, когда отсутствуют надежные опорные разрезы на Восточном Таймыре.

Известно, что р. Енисей и западный уступ Среднесибирского плоскогорья являются в настоящее время важнейшими географическими рубежами. Нет оснований считать, что их значение было существенно меньше в поздне- и послеледниковье.

В центральной части Северосибирской низменности комплекс современных физико-географических условий (континентальность, сравнительно теплое лето и пр.) благоприятствует самому северному распространению лесной растительности на Земле; географическое положение низменности и провинциальные особенности ее климата должны были также специфически отражаться на динамике растительного покрова в эпохи потеплений позднего плейстоцена и голоцена.

Мы считаем, что по мере накопления фактического материала Восточный Таймыр, включая большую часть Северосибирской низменности, будет выделен в отдельный палеогеографический регион. Изучение верхнеплейстоценовых и голоценовых разрезов на северном форпосте современной лесной растительности (72°30′ с. ш.) является первым вкладом в детализацию палеогеографии континентальных районов Таймыра.

Определение абсолютного возраста органогенных пород, проведенное сотрудниками Института мерзлотоведения СО АН СССР (ИМ СОАН) Г. П. Дегтяревой, И. Е. Ивановой, В. В. Костюкевичем, дает возможность точно датировать время накопления осадков ряда обнажений урочища Ары-Мас. Поэтому материалы комплексного изучения обнажений — литологического, палеогеоморфологического, палинологического и др. — имеют точную привязку во времени и позволяют проследить развитие и изменение природных условий, особенно в конце каргинского—начале сартанского интервалов.

Каргинские отложения вскрываются в уступе второй надпойменной террасы р. Новой высотой 16—20 м. В изученных обнажениях они представлены песками, супесями и алевритами.

Слой *8* в средней части обнажения № 12 (рис. 1) выделяется обильным включением обломков древесины (ветки, стволы деревьев до 10 см в диам.)

и прослоями (до 4 см) торфа. Этот слой «дров» прослеживается по простиранию на несколько десятков метров. Образец древесины из слоя *8* датирован в 29 820±470 лет (ИМ СОАН). Он является своеобразным репером для реконструкции палеогеографических условий позднего плейстоцена бассейна р. Новой. Благодаря этой датировке накопление осадков слоя *8* (и вышележащих) можно отнести к последнему третьему теплому интервалу (30 000—25 000 л. н.) внутри каргинского межледниковья (50 000—25 000 л. н.), имеющему название предсартанского или липовско-новоселовского потепления. Изученный разрез интересен еще и тем, что в предсартанское потепление в низовьях Енисея был размыв, в связи с чем стратотипа в этом регионе нет (Кинд, 1974).

Нижняя часть разреза обнажения № 12 (рис. 1, слой *9*, обр. *12—19*) формировалась при относительном похолодании климата, условно относимого нами к конощельскому похолоданию (33 000—30 000 л. н.) по схеме Н. В. Кинд (1974). В семи образцах из восьми количество пыльцы деревьев не превышает 1%. В спектрах преобладают либо споры — от 48.7 до 50% (обр. *13*, *18*), либо пыльца кустарников и кустарничков — максимально 50.6—61.3% (обр. *12*, *15*).

Восстановление растительного покрова для этого отрезка времени представляется затруднительным, так как четыре образца из восьми характеризует слабая насыщенность пыльцой и спорами, а в трех образцах преобладают переотложенные формы мезозой-раннекайнозойского возраста (от 51 до 75% от общего количества подсчитанных зерен). Небольшая насыщенность образцов пыльцой и спорами, а также высокий процент содержания переотложенных форм свидетельствуют не только о разреженности растительного покрова, но и об интенсивности эрозионных процессов.

Спорово-пыльцевой спектр образца *11* слоя *8* (рис. 1) характеризует, по-видимому, самое начало предсартанского потепления. В спектре преобладает пыльца кустарников и кустарничков (48.5%), пыльца деревьев составляет 2.5, трав — 7.5, на споры приходится 41.5%. Таким образом, в растительном покрове доминировали кустарниковые и кустарничковые ассоциации (*Betula exilis*, *Betula* sp. ex sect. *Fruticosae*, *Alnaster fruticosa*) и зеленые мхи (*Bryales* sp.). Хотя пыльца древесных пород в образце представлена единичными зернами (5 шт.), обилие древесных остатков в слое *8* позволяет предположить, что по крайней мере вдоль рек росли галерейные лиственничные леса. Интенсивный перемыв древесных остатков и перенос их на большое расстояние исключаются наличием в слое *8* хрупкой пресноводной малакофауны, обнаруженной в большом количестве. В этом слое мощностью всего 0.4 м и состоящем из часто чередующихся супесей, песков и алевритов, кроме древесных остатков, выделяются тонкие прослои торфа. Фауна моллюсков приурочена к присыпкам алеврита по плоскостям наслоения торфа. Все раковины, по определению В. Г. Легковой (Северо-Западное территориальное геологическое управление), относятся к роду Pisidium и указывают на наличие пресноводных условий.

Это очень важное заключение свидетельствует о том, что Хатангский залив в позднекаргинское время не захватывал бассейна р. Новой и, возможно, был у́же современного. Вывод согласуется с данными в глобальном масштабе — о высоком (но ниже современного) уровне Мирового океана 30 000 лет назад, т. е. о подъеме уровня воды в пределах отрицательных (до —10 м) отметок (Гильше, 1974).

По В. А. Зубакову (Зубаков, Кинд, 1974), в максимум каргинской ингрессии (42 000 л. н.) уровень моря был выше современного на 20—28 м, а конец ингрессии (35 000—30 000 л. н.) совпал с накоплением верхов аллювия второй надпойменной террасы.

Наибольший палеогеографический интерес представляет верхняя часть разреза обнажения № 12 (рис. 1, сл. *7*, обр. *1—10*), отражающая улучшение климатических условий даже по сравнению со временем седиментации осадков слоя *8* (обр. *11*).

Рис. 1. Спорово-пыльцевая диаграмма обнажения № 12 (Ары-Мас, правый берег р. Новой, Восточный Таймыр).

Здесь и на рис. 2: *а* — пыльца деревьев, *б* — пыльца кустарников и кустарничков, *в* — пыльца трав, *г* — споры *Bryophyta* и *Pteridophyta*, *д* — песок, *е* — супесь, *ж* — торф, *з* — поверхностный слой дернины, *и* — место отбора образцов на радиоуглеродный анализ. Знак плюс — единичные пыльцевые зерна или их менее 1%.

Несколько отличные спектры имеют только образцы *8—10*, где количество пыльцы деревьев резко уменьшается или отсутствует вовсе (обр. *9*). Во всех трех образцах доминирует пыльца кустарников и кустарничков, но среди них не отмечается увеличения пыльцы *Betula* sect. *Nanae*, поэтому трудно сказать, запечатлено ли в спектрах кратковременное похолодание или местные фациальные условия.

В целом верхняя часть диаграммы (рис. 1, сл. *6*, *7*, обр. *1—7*) несомненно, по данным палинологического анализа, соответствует предсартанскому потеплению. В общем составе спорово-пыльцевых спектров образцов этой серии количество пыльцы деревьев чаще всего превышает 10%, достигая максимально 18.4.

Среди пыльцы древесных пород доминирует пыльца ели сибирской *Picea obovata*, количество которой в группе пыльцы деревьев и кустарников достигает 16.8 (обр. *5*)—24 (обр. *1*)%. На долю пыльцы лиственницы приходится менее 1%. Немного увеличивается количество пыльцы древовидных берез — *Betula alba* s. l. (3.7%) и *B. tortuosa* (5.7%). Количество пыльцы кустарников и кустарничков колеблется в пределах от 37.8 до 49.5%. По-прежнему первенствующая роль среди них принадлежит ольховнику *Alnaster fruticosa* — максимально 58%, березке тощей *B. exilis* — до 25%, ивам *Salix* sp. — до 4.5%.

Спорово-пыльцевые спектры верхней части диаграммы указывают на увеличение роли не только лесной растительности, но и сфагновых болот. Среди мхов преобладают, как и ранее, зеленые мхи, но по сравнению с нижней частью разреза повышается значение лесных плаунов *Lycopodium* cf. *annotinum* до 10.9%, папоротников *Polypodiacea* gen. et sp. — до 14.9% и сфагнумов — до 6.5% (в группе спор).

Данные палинологического анализа показывают, что даже в последнюю фазу каргинского потепления, считаемую не самой оптимальной в этом межледниковье, бассейн р. Новой занимали не моховые, кустарниковые и кустарничковые тундры, как показано на некоторых картах для всего каргинского времени (Гитерман и др., 1968), а лесотундровые редколесья и редкостойные леса с торфяниками. Учитывая плохую сохраняемость пыльцы лиственницы в отложениях, можно предположить, что лиственница доминировала в древостоях этого региона.

Обилие древесных остатков в каргинских отложениях Ары-Маса не может быть объяснено речной транспортировкой древесины с юга, как это иногда делается в отношении состава аналогичных обнажений на сибирских реках меридионального направления. Речная сеть к каргинскому времени приобрела современные очертания, нижние левые притоки р. Хатанги, включая р. Новую, протягивались субширотно в соответствии с простиранием Северосибирской низменности и пересекали лесные ландшафты.

Центральная часть Северосибирской низменности была северным пределом таежной зоны Евразии. На Таймырском п-ове существовали отдельные изолированные лесные массивы, подобные Ары-Масу, и произрастали единичные деревья, местами образуя малочисленные группы.

Последнее предположение базируется на данных и выводах В. М. Макеева (1975), заслуживающих самого серьезного внимания. На берегу Прончищева, примерно на 75° с. ш., в морских каргинских отложениях, слагающих террасу высотой 20—50 м, он обнаружил древесные остатки (правда, не исключается, что это плавник) с абсолютной датировкой в 34.000 лет. Более интересная находка, на наш взгляд, сделана В. М. Макеевым (1975) к югу от бухты Марии Прончищевой, где на высоте 140 м был обнаружен in situ ствол лиственницы, дожившей до начала сартанского похолодания. Абсолютный возраст древесины определен по радиоуглеродному методу в 23 000 лет.

На западе Северосибирской низменности древесная растительность, как и в настоящее время, не заходила на север дальше, чем в восточнотаймырском регионе. По С. Л. Троицкому (1966), древесные остатки в каргинских отложениях встречаются здесь чрезвычайно редко (в районе

Усть-Енисейского порта) и не могут свидетельствовать о существовании лесов, так как приурочены к долине реки, несшей свои воды из таежной зоны.

На востоке Северосибирской низменности, в долинах рек Попигай и Анабар, каргинские отложения содержат включения торфа, скопления ветвей и крупных частей кустарников (Сакс, 1953, и др.). Отсутствие стратотипа с данными абсолютного возраста не позволяет сделать вывод (хотя и не исключает его) о распространении леса в рассматриваемый интервал времени.

Таким образом, только в центральной части Северосибирской низменности (на Восточном Таймыре в широком смысле) фиксируются бесспорные следы наибольшего продвижения лесов к северу как в максимум каргинского потепления (малохетскую фазу, 42 000—35 000 л. н.), так и в завершающий его этап (предсартанскую фазу, 30 000—25 000 л. н.). По-видимому, провинциальные климатические различия (степень континентальности, условия увлажнения и пр.), как и в настоящее время, имели первостепенное значение в дифференциации природных условий Арктики и Субарктики.

Современные климатические области в пределах одного климатического пояса имеют неодинаковые метеорологические показатели в зависимости от высоты над уровнем моря и положения в континентальных или приокеанических секторах. К тому же западные приокеанические области, отражая региональные особенности радиационного режима и циркуляции атмосферы, всегда теплее восточных.

Давно замечено, что в приокеанических секторах Субарктики соотношение тепла и влаги летом неблагоприятно для произрастания древесной растительности, поэтому северная граница леса на островах и побережье проходит южнее, чем во внутренних районах (Алисов, Полтараус, 1962). На западном побережье Северной Америки и Евразии она доходит соответственно до 62—64 и 66° с. ш., а на восточном — до 52—56 (п-ов Лабрадор) и 63° с. ш. (Северо-Восток СССР). Во всех приокеанических секторах Субарктики, кроме Западной Европы, лесная растительность отступает от побережья на 50—300 км.

В центральных районах материков лесные острова достигают 68 (низовье р. Маккензи, Северная Америка) и 73° с. ш. (бассейн р. Хатанги, Таймыр).

Нивелирование климатических различий может привести к неверным палеогеографическим выводам. Сравнение палеоклиматических условий с современным климатом Сибири, «искони сибирским климатом», весьма неопределенно, так как при этом не учитываются провинциальные особенности.

Все потепления и похолодания, происходившие в антропогене, накладывались на конкретную физико-географическую обстановку (широта местности, степень континентальности и др.) и носили региональный характер. Если общее планетарное потепление составляло доли градуса, то в Субарктике оно достигало 2—3° и на одних и тех же широтах выразилось в далеко не одинаковом изменении метеорологических элементов, приведшем к разнообразию палеогеографических условий в каргинское время.

Главные фазы каргинского потепления, вызванного общепланетарными причинами, коррелируются почти в глобальном масштабе (Кинд, 1974; Шанцер, 1977). Предсартанскому потеплению Таймыра соответствуют североамериканский плам-пойнт (29 000—26 000 л. н.) и европейский паудорф (30 000—24 000 л. н.).

Хотя каргинское потепление устанавливается циркумполярно в арктических, субарктических и умеренных широтах северного полушария, масштаб и результаты его в разных регионах были различными. В Северной Америке потепление, аналогичное каргинскому в Евразии, было не столь значительным. Североамериканский ледник из-за меньших размеров материка по сравнению с Евразией оказался более стойким и держался в районе Гудзонова залива в течение всего позднего плейстоцена и начале

голоцена. Поэтому в восточной Канаде не выявляется потепление, аналогичное плам-пойнту.

Весьма ощутимым было паудорфское потепление в Западной Европе. По данным финских геологов, в центре Скандинавского п-ова льды исчезали полностью (Шанцер, 1977). Тундровая зона в европейской части СССР отсутствовала в межледниковье плейстоцена (Гричук, 1973). Непосредственно к берегам Баренцева моря подступали лесные и лесотундровые ландшафты.

Климат континентальных областей Евразии, как и в настоящее время, резко отличался от климата океанических областей. В связи с общим потеплением возрос приток солнечной радиации в полярный день, а в континентальных районах Субарктики ее значение было максимальным в связи с меньшей облачностью.

Каргинское потепление континентальных районов Таймыра выразилось в повышении летних температур, усилении термокарстовых процессов и расширении площади озер.

Несмотря на малое количество осадков (максимум 400 мм) и повысившуюся комплексную испаряемость, летнее протаивание создавало условия достаточного и избыточного увлажнения. С увеличением деятельного слоя связано лучшее прогревание почвы.

Зимой господствовала морозная, сухая и маловетреная погода, так как общее потепление не могло существенно изменить тепловой режим зимних месяцев в континентальных районах высоких широт.

Характер рельефа (равнинность территории и отсутствие замкнутых межгорных котловин) препятствовал застою холодного воздуха, который выносился на север в соответствии с общей циркуляцией атмосферы. Небольшие скорости ветров здесь представляли огромное преимущество перед приокеаническими областями, поскольку в Субарктике особенно неблагоприятные условия для жизни деревьев складываются зимой, когда ветер угнетает их механически и физиологически (Крючков, 1976).

Зимние температуры на Таймыре были, конечно, ниже, чем в приокеанических секторах, но произрастание древесной растительности определяют прежде всего продолжительность вегетационного периода и количество летних дней со среднесуточной температурой выше 10°.

Именно высокие (10—12°) для соответствующих широт летние температуры и удлинение вегетационного периода способствовали продвижению лесной растительности, судя по находкам древесины, до предгорий Бырранга, где она находилась под защитой гор от северных ветров. Температурная аномалия на Таймыре — отклонение июльской температуры от среднеширотной на 5—6° — является не только следствием планетарного потепления, но и предопределена континентальным положением региона.

Сама древесная растительность способна изменять микроклимат и отчасти регулировать положение северной границы леса. Исследованиями В. В. Крючкова (1976) установлено, что в процессе саморазвития лесных биоценозов могут произойти деградация леса в результате разрастания мохового покрова или наступание его в полосу относительного безлесия тундры. Появление деревьев и кустарников в безлесной тундре благоприятствует накоплению снега и прогреванию приземного слоя воздуха.

По-видимому, в континентальных районах Субарктики, где наблюдаются максимальные летние температуры для соответствующих широт, а в особенности в центре Северосибирской низменности, прикрытой от холодного дыхания Арктики горами Бырранга, существовали в прошлом и существуют теперь наибольшие возможности для продвижения лесов к северу, так как зимние ветры не препятствуют здесь произрастанию древесной растительности при благоприятном соотношении тепла и влаги.

Поэтому неудивительно, что не только кульминация каргинского потепления (малохетская фаза), но и конец его (предсартанская фаза) привели к неодинаковым физико-географическим последствиям в Субарктике. Предсартанское потепление в Сибири вызвало существенное, хорошо фиксируемое в бассейне р. Новой продвижение лесов к северу, сравнимое по

масштабу с продвижением лесных ландшафтов в тундру в эпоху климатического оптимума голоцена и, возможно, превосходящего его в максимум каргинского потепления.

Сартанские отложения в урочище Ары-Мас вскрываются в уступе первой надпойменной террасы р. Новой высотой 10—12 м. Они представлены в целом песками от мелко- до среднезернистых, местами с тонкими (1 мм—1.5 см), частыми прослоями и линзами растительного детрита, в котором различаются отдельные мхи и листья ив.

В обнажении *9* среди диагонально-слоистых песков выделяются три слоя темно-коричневого торфа мощностью около 10 см каждый. По простиранию мощность торфа меняется от 4 до 30 см, также колеблется в пределах 0.1—0.8 см мощность присыпок желтоватого тонкозернистого песка по плоскостям наслоения торфа.

Слои торфа располагаются в 4.5—4.6, 5.4—5.5 и 6.3—6.4 м от уреза воды в реке или соответственно в 7.6—7.7, 6.7—6.8 и 5.8—5.9 м от бровки террасы. Абсолютный возраст образца торфа в интервале 4.5—4.6 м над урезом воды в реке (в 7.6—7.7 м от бровки террасы) датирован по гуминовым кислотам в 23 250±350 лет (ИМ СОАН).

Серия образцов из этого обнажения была опробована на споры и пыльцу. Насыщенность препаратов оказалась слабой (особенно обр. *5* и *6*). Кроме того, в спектрах доминируют переотложенные формы — от 53 до 73% (обр. *1—7*, *10*, *11*).

Лишь в немногих образцах (*7—9*, *12*, *15*) количество спор и пыльцы четвертичного возраста превышает количество переотложенных форм или находится почти в равных соотношениях. В образце *8*, взятом из песков, подстилающих слой торфа, содержание четвертичных форм увеличивается до 61, а переотложенных сокращается до 39%. Обращает на себя внимание большой процент трав (до 55%), среди них много злаков и осок.

Слабая насыщенность образцов пыльцой и спорами четвертичного возраста, обедненный состав спектров являются показателем не только разреженности растительного покрова, но и начавшегося похолодания климата.

Характер залегания песков и их литологический состав в обнажении (диагональная слоистость, наличие аллохтонного торфа и прослоев растительного детрита) наряду с большим количеством переотложенных пыльцы и спор могут быть объяснены существенным перемывом отлагающегося материала и интенсивностью эрозионных процессов.

Формирование долины р. Новой в сартанское время происходило при резком понижении базиса эрозии, сопровождалось подрезанием и разрушением каргинской террасы. Размыв затронул глубокие горизонты ранее отложенных осадков.

Значительный размыв территории был вызван неотектоническими поднятиями в предсартанское время и начавшимся эвстатическим понижением уровня Мирового океана. В поздневюрмское время (20 000—15 000 л. н.) эвстатическое понижение уровня моря, по мнению некоторых исследователей (Гильше, 1974, и др.), было максимальным за всю позднеплейстоценовую историю.

Особенности аккумуляции при изменении климата и тектонического режима отразились на литологическом составе аллювия. Если каргинские отложения верхней части второй надпойменной террасы представлены супесями и горизонтально-слоистыми алевритами, то аллювий первой надпойменной террасы в долине р. Новой, как правило, хорошо отсортирован, не содержит пылеватых фракций, сложен чистыми сыпучими песками. Прослои и линзы растительного детрита накапливались в весеннее половодье на отмелях. Слои аллохтонного торфа (по всей видимости, продукт размыва каргинских отложений) свидетельствуют о непериодическом изменении условий осадконакопления.

Одновременно с накоплением аллювия первой надпойменной террасы местами происходило образование маломощных (1.2—2 м) светло-серых неслоистых алевритов, завершающих разрез второй надпойменной тер-

расы р. Новой. Эти алевриты напоминают лёссы или покровные супеси и формировались по типу коры выветривания в послекаргинское время, когда в процессе морозного выветривания песчаные фракции расщеплялись до пылеватых.

Время формирования нижней части аллювия первой надпойменной террасы р. Новой высотой 10—12 м устанавливается в 23 250±300 л. н. (ИМ СОАН) по определению абсолютного возраста торфа, отобранного в слое, расположенном на высоте 4.5 м над уровнем воды в реке. Это время совпадает с переломным моментом в геологической истории Таймыра: закончилась последняя фаза каргинского потепления (25 000 л. н.) и осуществляется переход к максимальному похолоданию (20±000 л.н.), развитию горно-долинного оледенения в горах Бырранга.

Начало сартанского похолодания в районе Ары-Маса характеризовалось по палинологическим данным прогрессирующим обеднением флоры и изменением растительности, приспосабливающейся к похолоданию и иссушению климата. Редкостойные леса изреживаются и постепенно превращаются в тундру с галерейными лесами вдоль рек. Со временем повсеместное развитие получают тундровые группировки, в которых доминантную роль играют мхи и лишайники. В перигляциальный сартанский растительный комплекс безусловно входили травяные (осоково-злаковые) сообщества, развивающиеся в хаспреях — на месте спущенных озер, которые постепенно заменялись моховой растительностью.

Наибольшую информацию о палеогеографических условиях голоцена дают пойменные супесчано-суглинистые отложения с прослоями торфа и древесными остатками, а также торфяники, обнаруженные как в пойменных разрезах, так и на водораздельных пространствах.

Скопления голоценовых торфяных бугров высотой до 3—4 м встречаются на слабо дренированных междуречьях третьей надпойменной террасы р. Новой.

В изученном скоплении торфяных бугров, расположенных в 5 км от русла р. Новой по ее поперечному профилю, видимая мощность торфа, подстилаемого вязкой, сильно льдистой супесью или суглинком серого цвета, не превышает 2.5 м. Торф в буграх лучше всего обнажен на склонах южной экспозиции.

Абсолютный возраст торфа установлен тремя радиоуглеродными датировками. Образование торфа на месте контакта с супесью, на глубине 2.2 м, происходило 6 670±90 л. н. (ИМ СОАН). Вторичное определение образца в интервале глубин 2.1—2.2 м дало возраст в 6695±80 л. н. (ИМ СОАН).

Накопление верхних слоев торфа на глубине залегания 0.2—0.4 м приходится на время в 5495±80 л. н. (ИМ СОАН). Зная мощность торфяника (2.1 м), можно безошибочно сказать, что образование торфяной залежи продолжалось 1200 лет.

Простые расчеты показывают, что средняя скорость накопления двухметрового слоя торфа составляет 1.5—1.6 мм в год. Имея промежуточную датировку абсолютного возраста в интервале глубин 1.2—1.25 м в 5860±60 л. н. (ИМ СОАН), можно определить скорости роста различных частей торфяника. Нижняя часть разреза в интервале глубин 2.1—1.3 м (0.8 м) накапливалась со скоростью 1 мм в год, а верхняя — в интервале 1.2—0.4 м (0.8 м) — формировалась со скоростью 2.2 мм в год.

Вся торфяная залежь образовалась в эпоху климатического оптимума голоцена, в плоской депрессии, отчетливо оконтуриваемой на аэрофотоснимках. Разрушение торфяной залежи и образование бугров произошли в позднем голоцене, когда поверхность торфяника была разбита морозобойными трещинами, разработанными затем термокарстовыми нивальными и эрозионными процессами. У подножия этих бугров и между ними почти все лето сохраняются снежники, из которых берут начало мелкие ручьи. Нивальные и эрозионные процессы на склонах южной экспозиции поддерживают в настоящее время торфяные бугры в обнаженном состоянии.

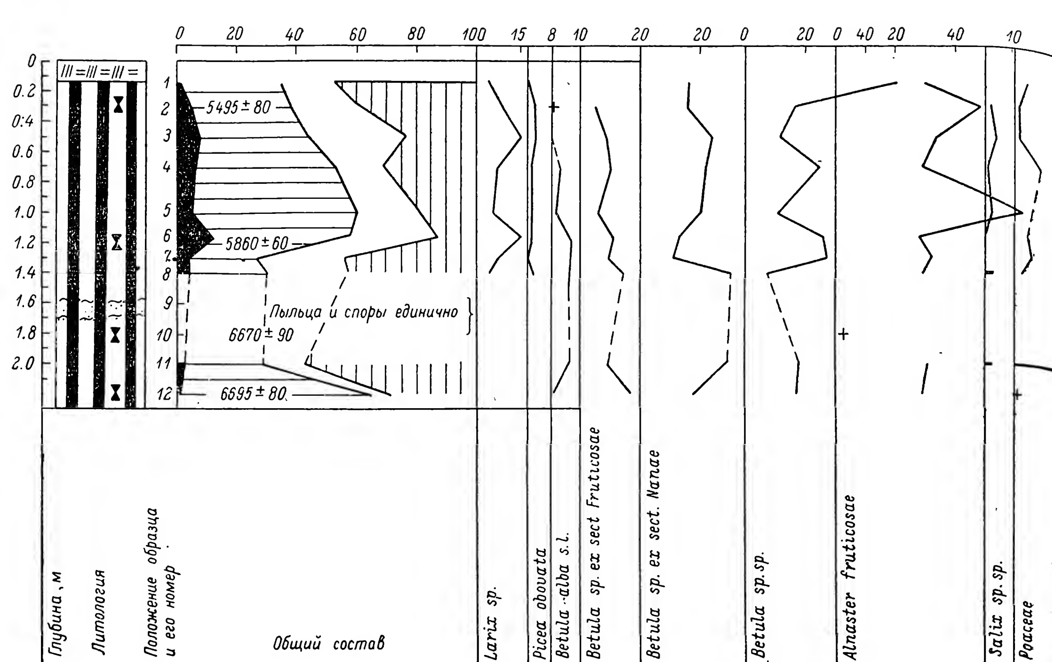


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма обнажения № 25 (Ары-Мас, правый берег р. Новой, Восточный Таймыр).

Торфяник характеризуется невысокой степенью разложения торфа. В нем можно выделить отдельные мхи, осоки, древесные ветки.

Спорово-пыльцевой анализ образцов, отобранных из торфяной залежи, дает представление об основных этапах изменения климата и растительности в период накопления торфа. Спорово-пыльцевую диаграмму (рис. 2) по ходу кривых основных компонентов можно подразделить на три части.

1. Самая нижняя часть (рис. 2, обр. *12*) отражает относительно холодные условия — распространение кустарниковых формаций, преимущественно ерниковых тундр. В спорово-пыльцевом спектре преобладает пыльца кустарников и кустарничков — до 63.6%, много спор — 28.4%, мало пыльцы трав — 6.7% — и пыльцы деревьев — 1.3%. Среди пыльцы кустарников больше всего пыльцы *Betula* sp. ex sect. *Nanae* — (17.0%).

Данные, полученные выше по разрезу (обр. *7—11*), свидетельствуют об улучшении климатических условий. Первые признаки потепления обнаруживаются в увеличении роли пыльцы древесных пород — до 3.9% в спектре. Качественный состав пыльцы (*Picea obovata*, *Larix* sp., *Betula alba* s. l.) и соотношение пыльцы древесных пород в четырех образцах этой части графика примерно одинаковы.

В общем составе спектров велика роль спор (от 42.9 до 63.6%), что отражает местные экологические условия — зарастание водоема и начало формирования болота. В группе спор преобладают зеленые мхи (от 68.2 до 94.2%), сфагнумов почти нет.

Количество пыльцы трав и кустарников одинаково — порядка 26%. Среди трав обращает на себя внимание обилие осок (до 93%).

2. Средняя часть диаграммы (рис. 2, обр. *6*) — фаза оптимальных климатических условий. Торфонакопление происходило в отрезке времени 5860—5495 л. н.

В спектрах резко возрастает количество древесных пород, достигая 12.5% максимально. Среди пыльцы деревьев доминирует пыльца *Larix* cf. *gmelinii* (6—15%); постоянно, но в небольших количествах присутствует пыльца *Picea obovata*.

Для этой части диаграммы показательны общее уменьшение в группе кустарников и кустарничков пыльцы *Betula* sp. ex. Sect. *Nanae* (25%)

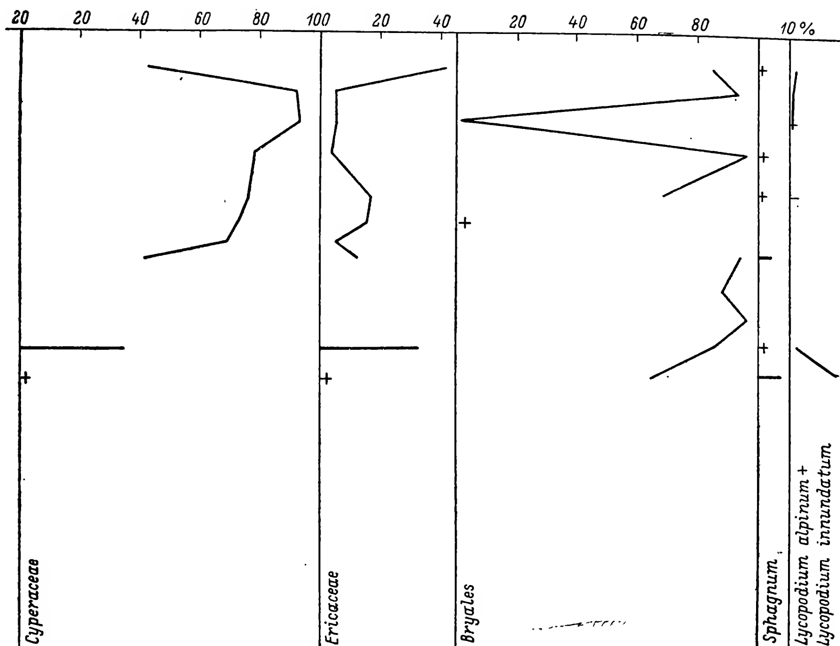


Рис. 2 *(продолжение)*.

и увеличение в группе пыльцы древесных пород пыльцы *Betula alba* s. l. (до 7%).

3. Верхняя часть графика (рис. 2, обр. *1*) отражает смену климатических условий в сторону похолодания. Доля пыльцы древесных пород в спектре падает до 1.4%, а количество спор становится максимальным. Среди пыльцы кустарников и кустарничков доминирует пыльца карликовой березки.

Улучшение климатических условий и распространение древесной растительности, запечатленное в спектрах средней части изученного торфяника, совпадают по времени с захоронением уникального скопления древесных остатков на песчаном пляже левого берега р. Новой. «Ископаемая роща», обнаруженная еще А. Ф. Миддендорфом (1867), описанная Л. Н. Тюлиной (1937) и изученная нами совместно с Н. В. Ловелиусом, наглядно демонстрирует масштаб голоценового потепления на Восточном Таймыре.

Скопление древесных остатков насчитывает более 300 единиц и состоит главным образом из длинных, толстых, распластанных корней и пней диаметром 20—50 см. Абсолютный возраст корня установлен в 5970±70 лет (ИМ СОАН).

Вертикально стоящие пни и комли находятся в полузахороненном состоянии. В современном процессе формирования низкой поймы «ископаемый лес» подмывается и разрушается под действием как эрозии, так и физического выветривания. Удивляют, пожалуй, его хорошая сохранность и неизменность положения за последние 40 лет. На фотографии Л. Н. Тюлиной, сделанной в 1934 г., «ископаемая роща» выглядит так же, как и в настоящее время.

Надо отметить, что климатический оптимум голоцена на севере Евразии, и на Таймыре в частности, установлен давно и подтверждается большим количеством фактического материала. По этому вопросу имеется много хорошо известных публикаций, на которые мы не ссылаемся в данной работе.

Наши данные интересны тем, что приурочены к району, где наблюдаются наиболее многочисленные на Таймыре скопления древесных остатков на разных геоморфологических уровнях. Еще в 1861 г. А. Ф. Миддендорф (1867), вернувшись из путешествия по северу Сибири, констатировал, что в бассейне р. Новой «допотопное дерево» встречается чаще всего. Конечно,

за прошедшие сто лет количество древесных остатков в отложениях, открытых взгляду человека, существенно сократилось. Ветки и стволы пошли на топливо. По той же причине почти отсутствует кора крупных берез, отмечаемая Л. Н. Тюлиной (1937). Она обычно используется учеными полевиками для разжигания костров.

И тем не мене обилие органики является отличительной чертой состава верхнеплейстоценовых и голоценовых отложений бассейна р. Новой на Таймыре. Часто встречаемые обильные древесные остатки и данные спорово-пыльцевого анализа дают основание считать, что в климатический оптимум голоцена открытых тундровых ландшафтов в центральной части Северосибирской низменности не было. Растительный покров в этом регионе образовывали редкостойные березово-лиственничные леса с примесью ели. Лесотундра доходила до широты оз. Таймыр. Подзона южной кустарниковой тундры располагалась в окрестностях гор Бырранга (Левковская и др., 1971). Термокарстовые процессы и саморазвитие лесных биоценозов приводили к избыточному увлажнению почвогрунтов и формированию торфяных болот, как верховых так и низинных. Торфяные болота, как и в настоящее время, были непременным спутником лесных ландшафтов.

В заключение можно сказать следующее. По данным геолого-геоморфологического и палинологического анализов, хорошо выявляется ритмичная смена условий осадконакопления, климата и растительного покрова, подтверждающая известную схему изменения природы в позднем плейстоцене и голоцене, принимаемую большинством исследователей.

Вместе с тем изучение материала по урочищу Ары-Мас и смежным районам указывает на провинциальное изменение климата и вызванную им динамику растительного покрова на Восточном Таймыре.

Несмотря на планетарное улучшение климата в каргинское время и в климатический оптимум голоцена, экологические условия варьировали в разных местах и контролировали масштабы продвижения лесов к северу.

Наиболее благоприятные физико-географические условия в Субарктике для максимального смещения природных зон к северу были в центральной части Северосибирской низменности, обусловленные внутриматериковым положением и равнинностью территории.

Аномально высокие для соответствующих широт температуры в сочетании с повышенной влажностью вызвали развитие лесных ландшафтов на Восточном Таймыре даже в предсартанскую фазу каргинского потепления.

ЛИТЕРАТУРА

Алисов Б. П., Б. В. Полтараус. (1962). Климатология. — Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность. (1978). Под ред. Б. Н. Норина. — Гильше А. (1974). Колебания уровня моря в плейстоцене и голоцене. В кн.: Четвертичное оледенение Земли. М. — Гитерман Р. Е., Л. В. Голубева, Е. Д. Заклинская, Е. В. Коренева, О. В. Матвеева, Л. А. Скиба. (1968). Основные этапы развития растительности северной Евразии в антропогене. Тр. ГИН АН СССР, 177. — Гричук В. П. (1973). Растительность. В кн.: Палеогеография Европы в позднем плейстоцене. М. — Зубаков В. А., Н. В. Кинд. (1974). Приенисейская Сибирь (поздний плейстоцен и голоцен). В кн.: Геохронология СССР, III, Л. — Кинд Н. В. (1973). Хронология позднего антропогена по радиометрическим данным. В кн.: Стратиграфия, палеонтология (Итоги науки и техники), 4. М. — Кинд Н. В. (1974). Геохронология позднего антропогена по изотопным данным. Тр. ГИН АН СССР, 257. — Крючков В. В. (1976). Чуткая Субарктика. — Левковская Г. М., Г. Н. Бердовская, В. М. Макеев. (1971). О значении палинологических данных для широтных и меридиональных корреляций в условиях Севера. В кн.: Проблемы корреляции новейших отложений Севера Евразии. Л. — Макеев В. М. (1975). Геоморфология северо-восточного Таймыра. Автореф. канд. дис. Л. — Миддендорф А. Ф. (1867). Путешествие на север и восток Сибири, I, IV. СПб. — Сакс В. Н. (1953). Четвертичный период в Советской Арктике. Тр. НИИГА, 77. — Троицкий С. Л. (1966). Четвертичные отложения и рельеф равнинных побережий Енисейского залива и прилегающей части гор Бырранга. — Тюлина Л. Н. (1937). Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела. Тр. АНИИ, 63. — Хотинский Н. А. (1977).

Голоцен Северной Евразии. — Шанцер Е. В. (1977). Стратиграфические подразделения четвертичной (антропогеновой) системы. В кн.: Стратиграфия, палеонтология. (Итоги науки и техники), 8. М.

Ленинградский педагогический институт,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 V 1979.

УДК 581.331.2 : 561

В. Ф. Тарасевич

О НАХОДКАХ ПЫЛЬЦЫ *PARROTIA* C. A. MEY., *DIOSPYROS* L. И *STAPHYLEA* L. В МИОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ОКСКО-ДОНСКОЙ РАВНИНЫ

V. F. TARASEVICH. ON THE FINDINGS OF POLLEN OF *PARROTIA* C. A. MEY., *DIOSPYROS* L. AND *STAPHYLEA* L. IN THE MIOCENE DEPOSITS OF OKA-DON PLAIN

При изучении миоценовых отложений Окско-Донской равнины была найдена пыльца *Parrotia* C. A. Mey., *Diospyros* L. и *Staphylea* L. Приводится детальное описание морфологии установленных по пыльце видов.

При изучении миоценовых отложений Окско-Донской равнины нами в терновских слоях ламкинской свиты были обнаружены единичные зерна *Parrotia* и *Diospyros*. В умеренных флорах Амвросиевки (Криштофович, Байковская, 1951) и Крынки (Криштофович, Байковская, 1965) по отпечаткам листьев установлено совместное нахождение обоих родов на территории Русской равнины.

В настоящее время *Diospyros lotus* L. и *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey. произрастают также совместно в областях с влажным «субтропическим климатом»: в юго-восточной части Ленкоранской низменности и в северном Иране, где образуют богатые листопадные леса с каштанолистным дубом, грабом, дзельквой, кленом и другими породами.

Сведения о достоверных находках пыльцы *Parrotia* и *Diospyros* в литературе единичны. В работе Е. Н. Анановой (1952) приводится рисунок и указываются размеры ископаемого зерна *Parrotia* sp. из сарматских отложений низовья Днепра. Стахурска, Садовска и Дийр (Stachurska et al., 1973) приводят микрофотографии и очень краткое описание пыльцы *Parrotia* из плиоцена юго-западной Польши.

Современная пыльца этого рода была изучена Чжан Цзинь-танем (1964), предпринявшим монографическое исследование пыльцы сем. *Hamamelidaceae*. Род *Parrotia* был отнесен им к подгруппе *Parrotia*, куда вошли еще два рода: *Sinowilsonia* и *Fortunearia*.

Определение пыльцы *Diospyros* в ископаемом состоянии представляет трудность, так как морфология современной пыльцы этого рода изучена еще недостаточно. В литературе имеются разрозненные сведения о морфологии пыльцы отдельных видов *Diospyros* (Selling, 1947; Erdtman, 1952; Гладкова, Самойлович, 1954; Wang et al., 1960; Straka, Simon, 1967; Shimakura, 1973, и др.), однако описания их очень кратки и не содержат необходимых биометрических данных. А. А. Чигуряева (1956) сообщает о присутствии единичных пыльцевых зерен рода *Diospyros* в миоценовых отложениях Южного Предуралья, олигоцене Устюрта и Кавказа и в верхнем миоцене (мэотисе) Молдавии. В работе дается краткое описание и микрофотографии современной пыльцы *Diospyros lotus* L., но никакой документации (рисунков, микрофотографий) или описаний ископаемой пыльцы не приводится. Надь (Nagy, 1958) описала два типа пыльцевых зерен, похожих на *Diospyros* (cf. *Diospyros*) из верхнепаннон-

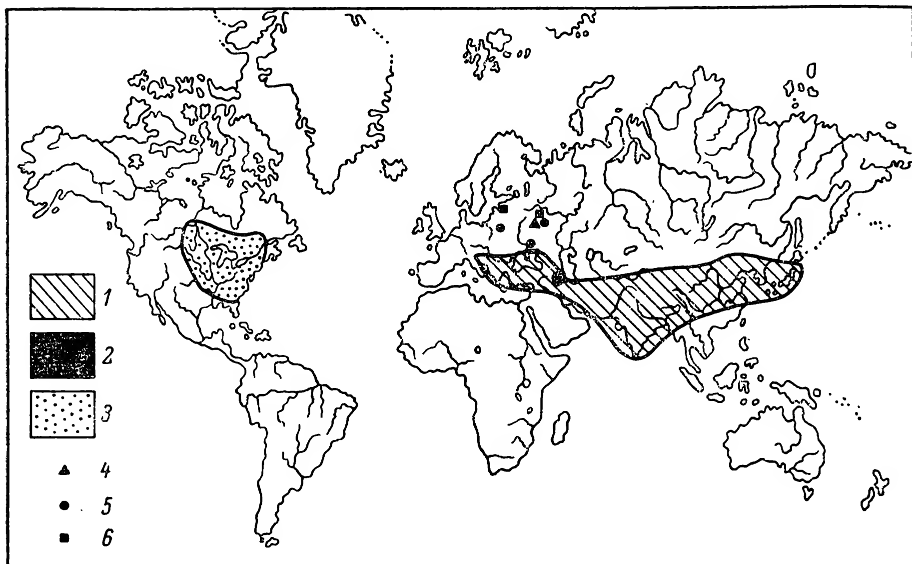


Рис. 3. Современный ареал *Diospyros lotus* L. (*1*), *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey. (*2*) и *Staphylea trifolia* L. (*3*) и находки ископаемой пыльцы (*4* — *Diospyros*, *5* — *Parrotia*, *6* — *Staphylea*).

ских бурых углей Венгрии. Однако у нас вызывает сомнение принадлежность I типа пыльцы (табл. XX, фиг. 32, 33) к этому роду. На приведенных автором микрофотографиях довольно четко выражены сетчатая скульптура поверхности, а также столбиковый слой, что нехарактерно для пыльцы *Diospyros* и других родов сем. *Ebenaceae* (Erdtman, 1952). Что касается II типа пыльцы (табл. XX, фиг. 34), то у нас нет уверенности в принадлежности ее к роду *Diospyros*, так как изображение некачественное. Из среднемиоценовых отложений Польши в составе формальной группы *Rhooidites pseudocingulum* R. Pot. под названием forma spinulosa Мамчар (Mamczar, 1960) приводит микрофотографию пыльцевого зерна (табл. VIII, фиг. 101, 102), которое, по нашему мнению, может быть сближено с таковым *Diospyros*.

Как свидетельствуют палеоботанические находки (пыльца, отпечатки листьев и цветков), ареал *Parrotia* и *Diospyros* на территории Русской равнины в миоцене был более обширным, чем в настоящее время: он охватывал не только юг, но и среднюю полосу. В средней полосе эти древесные породы, по-видимому, произрастали по долинам рек и в понижениях рельефа в мезофитных листопадных лесах богатого состава, который отличался от современного. В буковых и дубовых лесах вместе с *Diospyros* и *Parrotia* встречался ряд древесных пород, таких как *Carya*, *Pterocarya*, *Juglans*, *Carpinus*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Celtis*, *Nyssa*, *Tilia*, *Acer*, *Eucommia*, *Liquidambar*, *Castanea*. Небольшую примесь составляли *Alnus* и *Betula*. В подлеске росли кустарники: *Lonicera*, *Weigela*, *Corylus*, *Buxus*, *Viburnum*, *Ilex*, *Myrica*, *Celastrus*. В этих лесах наряду с *Liriodendron*, *Magnolia*, *Symplocos*, *Disanthus*, *Alangium* также принимала участие *Staphylea*.

Описания рецентной пыльцы отдельных видов *Staphylea* встречаются в ряде работ (Erdtman, 1952; Waanders, Skvarla, 1968; Lobreau, 1969; Shimakura, 1973; Куприянова, Алешина, 1978). Из плиоцена северной Польши Докторович-Гребницка (Doktorowicz-Hrebnicka, 1956) описала пыльцевые зерна под названием *Tricolporopollenites perexpressus* (табл. XXI, фиг. 4, 5, 7), сближаемые ею со *Staphylea*. Однако лишь зерно, изображенное на фиг. 7, вероятно, принадлежит этому роду, тогда как другие (фиг. 4, 5) относятся, по нашему мнению, к роду *Parthenocissus*. Несколько позже пыльцевые зерна этого же рода были описаны Стухликом (Stuch-

jik, 1964) как *Staphylea* sp. из верхнего миоцена Польши. И. Ш. Рамишвили (1969) приводит микрофотографии пыльцы *Staphylea colchica* Stev. без описания из понта Западной Грузии. Таким образом, достоверных находок ископаемой пыльцы *Staphylea* мало.

Ниже приводится описание ископаемых пыльцевых зерен *Parrotia*, *Diospyros* и *Staphylea*, обнаруженных в терновских и сосновских слоях ламкинской свиты Окско-Донской равнины.

Parrotia maxima Taras. sp. nova

(рис. 1, *1—3* — см. вклейку)

1952. *Parrotia* sp. Ананова, табл. II, фиг. 18.
1973. *Parrotia* sp. Stachurska, Sadowska, Dyjor, с. 166, т. XI, фиг. 7—12.

Голотип: рис. 1, *1*, *3*, препарат 248/4 м, скв. 72, гл. 95 м, Окско-Донская равнина, с. Б. Лозовка, средний миоцен, терновские слои ламкинской свиты.

Паратипы: рис. 1, *2*, препарат 251/2, скв. 72, гл. 101 м, Окско-Донская равнина, с. Б. Лозовка, средний миоцен, терновские слои ламкинской свиты.

Пыльцевые зерна трехбороздные, с экваториальным диаметром 45.5—50.0 мкм. Встречаются в экваториальной проекции. В очертании слабо трехлопастные или почти округлые, борозды короткие, 34.0—37.1 мкм дл., широкие, 13.5—18.1 мкм на экваторе, притупленные на концах, покрытые тектумом, поверхность тектума крупносетчатая; экзина тонкая, от 1.1 до 1.3 мкм толщиной на мезокольпиумах, по направлению к бороздам утоньшается до 0.7 мкм, сэкзина толще нэкзины, стерженьковая, стерженьки с короткими ножками и почти округлыми головками. Скульптура крупносетчатая, крупные ячеи 1.5—1.8 мкм диам., окружены более мелкими; диаметр апокольпиумов 13.2—14.5, ширина мезокольпиумов 26.6—28.1 мкм. Цвет зерен зеленовато-желтый.

Пыльцевые зерна характеризуются постоянством признаков, лишь несколько варьируя в величине.

Описываемый нами вид отличается от современного вида *P. persica* (DC.) C. A. Mey. более крупными размерами пыльцевых зерен. От пыльцы двух других представителей подгруппы *Parrotia* (Чжан Цзинь-тань, 1964) он отличается рядом признаков: от *Sinowilsonia henryi* Hemsl. более крупными размерами и широкими бороздами, а от *Fortunearia sinensis* Rehd. et Wils. — широкими и короткими бороздами, а также более однородной скульптурой на мезокольпиумах и апокольпиумах. *Parrotia maxima* сходна с *Parrotia* sp., описанной Стахурской, Садовской и Дийром (Stachurska et al., 1973). От пыльцы, отнесенной Е. Н. Анановой (1952) к *Parrotia* sp. из сарматских отложений низовий Днепра, пыльца описываемого вида отличается значительно большей величиной, хотя это скорее всего тот же вид.

Геологическое распространение. Установленный вид распространен в виде единичных зерен в среднем и верхнем миоцене Окско-Донской равнины, в верхнем миоцене низовья Днепра и плиоцене юго-западной Польши.

Diospyros ovalis Taras. sp. nova

(рис. 1, *4*, *6—8*)

Голотип: рис. 1, *4*, препарат 10, скв. 79, гл. 83 м, Окско-Донская равнина, с. Мамонтовка, средний миоцен, терновские слои ламкинской свиты.

Паратипы: рис. 1, *6*, препарат 248а, скв. 72, гл. 95 м, Окско-Донская равнина, с. Б. Лозовка, средний миоцен, терновские слои ламкинской свиты; рис. 1, *7*, *8*, препарат 8 м, скв. 79, Окско-Донская равнина, с. Мамонтовка, средний миоцен, терновские слои ламкинской свиты.

Пыльцевые зерна трехбороздно-оровые, эллипсоидальные, размером 50.7×36.9—57.1×41.4 мкм. Встречаются чаще в экваториальной проекции. В очертании с экватора продолговато-эллиптические, борозды широкие, длинные, не доходящие до полюсов, на концах закругленные, края борозд неровные, утолщенные, в области ор прерываются, мембрана борозд крупнозернистая, мезокольпиумы почти ромбические, 15.5—23.7 мкм шириной, диаметр апокольпиумов (3.6) 5.0—7.2 (8.5) мкм. Оры довольно четкие, крупные, экваториально вытянутые, размером 5.5×9.6—6.3×11.3 мкм. Экзина тонкая, покровная, 0.8—1.3 мкм толщиной на мезокольпиумах, на полюсах утолщается до 1.9 мкм. Текстура неясно мелкосетчатая или мелкобугорчатая. Покров по толщине равен стерженьковому и подстилающему слоям, стерженьковый слой узкий, нечетко выражен, заметен лишь на полюсах, где утолщается, край на оптическом сечении ровный. Цвет зерен желтый.

Изменчивость проявляется в колебании величины пыльцевых зерен.

Ископаемые формы проявляют чрезвычайно большое сходство с пыльцой *D. lotus* L. в форме пыльцевых зерен, строении и размерах экзины, форме и диаметре апокольпиумов, однако полного тождества нет. Миоценовый вид отличается более длинными бороздами и желтым цветом. Ископаемый вид сравнивался нами также с *D. virginiana* L. и *D. kaki* Thunb. От *D. virginiana* он отличается бо́льшим диаметром апокольпиумов и ромбической формой мезокольпиумов, от *D. kaki* (Shimakura, 1973) — эллипсоидальной формой пыльцевых зерен (у *D. kaki* она шаровидная), орой без перетяжки посередине и более тонкой экзиной.

Геологическое распространение. Установленный вид встречается единично в терновских слоях ламкинской свиты.

Staphylea gracilis Taras. sp. nova

(рис. 2, *1—4* — см. вклейку)

Голотип: рис. 2, *1*, препарат 248, скв. 72, гл. 95 м, Окско-Донская равнина, с. Б. Лозовка, средний миоцен, терновские слои ламкинской свиты.

Паратип: рис. 2, *2—4*, препарат 10, скв. 72, гл. 83 м, Окско-Донская равнина, там же.

Пыльцевые зерна трехбороздно-оровые, с экваториальным диаметром 50.0—53.8 мкм. Встречаются, как правило, в полярной проекции, в очертании округло-трехлопастные, борозды длинные, 39.8—42.1 мкм, с ровными краями, закругленные на концах, ширина борозд на экваторе 13.0—17.4 мкм, мембрана борозд мелкосетчатая, ширина мезокольпиумов 30.5—33.3 мкм, диаметр апокольпиумов 9.0—11.5 мкм. Оры крупные, около 10.0 мкм шириной, экзина перфорированно-покровная, толстая, 1.5—1.8 мкм, по направлению к бороздам утоньшается до 0.6 мкм, сэкзина толще нэкзины, стерженьковая, хорошо заметная на экваторе, стерженьки расставленные, слегка овальные, головки крупнее ножек, подстилающий и нижележащие слои тоньше стерженькового слоя. Скульптура сетчатая, ячеи сетки крупные, вытянутые в разных направлениях, просветы узкие, шириной около 0.8 мкм, стенки ячей толстые — около 1.0 мкм, ячеи около борозд и на апокольпиумах мельче, чем на мезокольпиумах. Цвет зерен желтоватый.

Изменчивость не обнаружена, так как изучено 3 пыльцевых зерна.

По морфологии пыльцы ископаемый вид имеет большое сходство с современным видом *S. trifolia* L., произрастающей ныне в приатлантических штатах Северной Америки (рис. 1). От последнего отличается лишь несколько более тонкой экзиной и почти в два раза большим диаметром апокольпиумов, от других видов этого рода (*S. pinnata* L., *S. emodi* Wall., *S. holocarpa* Hemsl.) — более крупной сеткой.

Геологическое распространение. Встречаются до-

вольно редко в сосновских и терновских слоях ламкинской свиты (верхний и средний миоцен) Окско-Донской равнины.

Таким образом, пыльцевые зерна *Parrotia maxima*, *Diospyros ovalis* и *Staphylea gracilis* имеют ряд характерных признаков и вполне могут быть определимы в третичных отложениях. Не исключено, что пыльца *Diospyros* включается палинологами, изучающими третичные отложения, в искусственные группы: *Tricolporopollenites edmundii* и *Rhooidites pseudocingulum*, как это делает Мамчар (Mamczar, 1960).

ЛИТЕРАТУРА

Ананова Е. Н. (1952). Новые данные о сарматской растительности в низовьях Днепра. Бот. ж., 37, 2. — Гладкова А. Н., С. Р. Самойлович. (1954). Морфология некоторых субтропических растений. В кн.: Пустыни СССР и их освоение, II. — Грубов В. И. (1952). Сем. Эбеновые — *Ebenaceae*. Флора СССР, XVIII. — Криштофович А. Н., Т. Н. Байковская. (1951). Сарматские растения из Амвросиевки в Донецком бассейне. В кн.: Памяти акад. Д. И. Архангельского. — Криштофович А. Н., Т. Н. Байковская. (1965). Сарматская флора Крынки. — Куприянова Л. А., Л. А. Алешина. (1978). Пыльца двудольных растений европейской части СССР. 2. — Рамишвили И. Ш. (1969). Понтическая флора Западной Грузии по данным палинологического анализа. — Чжан Цзинь-тань. (1964). Морфология пыльцы семейств *Hamamelidaceae* и *Altingiaceae*. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, 13. — Чигуряева А. А. (1956). Атлас микроспор из третичных отложений СССР. — Doktorowicz-Hrebnicka J. (1956). Wzorocowe spektra pyłkowe pliocenskich osadow węglonosnych. Inst. geol., Prace, t. 15. — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Lobreau D. (1969). Les limites de l' «ordre» des Célastrales d'après le pollen. Pollen et spores, 11, 3. — Mamczar J. (1960.) Standart section of the middle for Central Poland. Inst. Geol., biul. 157. — Nagy E. (1958). Palynologische Untersuchung der am Fusse des Matra-Gebirges gelegerten oberpannonischen Braunkohle. Ann. Inst. Geol. Anstalt., 47, 1. — Selling O. H. (1947). Studies in Hawaiian pollen statistics. II. The pollen of Hawaiian Phanerogams. Bernice P. Bishop. Museum. Spec. Publ. — Shimakura M. (1973). Palynomorphs of japanese plants. Osaka Museum Natur. Hist. Spec. Publ. 5. — Stachurska A., S. Sadowska, S. Dyjor. (1973). The neogene flora at geological Sośnica near Wrocław in light of geological and palynological investigations. Acta palaeobot., 14, 3. — Straka H., A. Simon. (1967). Palynologia Madagassica et Mascarenica, fam. № in 122—125. Pollen et Spores, 9, 1. — Stuchlik L. (1964). Pollen analysis of the miocene deposits at Rypin. Acta palaeobot., 5, 2. — Waanders G. L., J. J. Skvarla. (1968). Fine structure of *Staphylea trifolia* L. (*Staphyleaceae*) pollen walls. Pollen et Spores, 10, 3. — Wang F. N., N. F. Chein, T. T. Chzang. (1960). Morphology of pollen of Chinese plants.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 VIII 1979.

УДК 576.744 : 581.44/45

Б. Р. Васильев, Н. И. Гольцова, С. Ф. Колодяжный

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРОЕНИЯ ГОДИЧНОГО ВЕГЕТАТИВНОГО ПОБЕГА *LIRIODENDRON TULIPIFERA* L. (*MAGNOLIACEAE*). СВЯЗЬ МЕЖДУ МОРФОЛОГИЧЕСКИМИ ПРИЗНАКАМИ МЕТАМЕРОВ ЗАКОНЧИВШЕГО РОСТ ПОБЕГА

B.R. VASILIEV, N.I. GOLTSOVA, S.F. KOLODIAZHNY. THE STRUCTURE OF THE VEGETATIVE SHOOT OF *LIRIODENDRON TULIPIFERA* L. (*MAGNOLIACEAE*). CONNECTION BETWEEN MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF METAMERS OF THE MATURE SHOOT

Исследованы взаимосвязи между 45 морфологическими признаками метамеров годичного побега *Liriodendron tulipifera* L. с помощью корреляционного и факторного анализов. Произведен предварительный отбор и изучена корреляционная структура 16 наиболее информативных признаков. Предполагается, что высокая степень связан-

ности элементов метамера годичного побега тюльпанного дерева является, по-видимому, характерной для примитивных форм и может служить критерием эволюционной подвинутости вида. Показатели размера и формы пластинки листа, черешка и междоузлия составляют основную плеяду «крупноразмерности метамера и удлиненности его частей» — первый фактор F_1. Вторая плеяда — фактор «рассеченности пластинки листа» — F_2. F_3 может быть интерпретирован как фактор размера пластинки листа. Толщина листа формирует четвертый фактор — F_4. Сопоставление результатов корреляционного и факторного анализов показывает значительное сходство по составу и объему выделенных плеяд признаков. Изучен характер изменения значения факторов с увеличением порядкового номера листа на модельном побеге: F_1 монотонно возрастает, F_2 описывается двувершинной кривой, F_3 — кривой возрастных изменений Н. П. Кренке, имеющей восходящую и нисходящую ветви; изменение F_4 носит «неопределенный» характер и изображается ломаной линией. Сопоставлены результаты статистической обработки признаков строения листьев модельного побега с данными о побегах, собранных с деревьев разного возраста и местонахождения. Делается заключение о том, что анализ сформированного годичного побега позволяет выявить достаточно полную картину изменчивости и взаимосвязей признаков строения листа данного вида.

Ранее мы описали морфологическое и анатомическое строение пластинки листа, черешка, узла и междоузлия, исследовали степень изменчивости частей и признаков метамеров на побеге и сопоставили органный, тканевой, клеточный уровни организации листа у закончившего рост годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera* L. (Васильев, Гольцова, 1979). Было дано описание материала и методик его обработки, а также приведен список изученных признаков. В следующей нашей работе (Васильев, Гольцова, 1980) на основе исследования закономерностей изменения строения метамеров в зависимости от их положения на побеге было выделено шесть основных групп признаков и высказано предположение, что в пределах каждой из них признаки тесно связаны между собой. Анализ структуры взаимосвязей морфологических признаков метамеров сформированного вегетативного годичного побега *L. tulipifera* и явился целью данного исследования. В процессе работы число изученных морфологических признаков было доведено до 45.

Мы рассчитали коэффициенты парной корреляции Бравэ—Пирсона изучаемых признаков [1] и провели факторный анализ по методу главных компонент.[2]

При анализе коррелятивной изменчивости метамеров годичного побега генеральная совокупность ограничивается числом его листьев, так как увеличение числа наблюдений возможно только за счет привлечения новых побегов, что привнесет межпобеговые различия. Напомним, что у модельного побега тюльпанного дерева девять листьев. Достоверными для данной выборки при $P_0 < 0.05$ являются коэффициенты парной корреляции $|r| \geqslant 0.665$.

Полезно оценить среднюю силу связи каждого признака с прочими. Мы использовали для этого среднюю арифметическую величину модулей коэффициентов корреляции. Признак, имеющий максимальное значение этого показателя в группе, называют индикатором этой группы. Индикатором полного набора исследованных признаков является площадь поперечного сечения междоузлия с $\overline{|r|}=0.670$. Это можно объяснить тем, что на строении междоузлия отражаются особенности функционирования конуса нарастания и формирования листовой пластинки, черешка, прилистников, пазушной почки данного междоузлия, а также вышележащих элементов побега. Средняя арифметическая величина модулей коэффициентов парной корреляции всей матрицы ($\overline{|r|}=0.590$) указывает на то, что уровень связи между признаками строения листьев побега высокий.

По методу Л. К. Выханду (1964) на основе матрицы парных корреляций построен максимальный корреляционный путь между морфологическими признаками метамера. Минимальный уровень связи в пределах полученного дендрита высокий — $|r|=0.527$. На уровне $|r| \geqslant 0.75$ толщина

[1] Матрица парных корреляций имеет значительный объем и поэтому здесь не приводится.

[2] Возможности программы факторного анализа изложены ранее (Васильев, Ростова, 1977).

листа оказалась не связанной с остальными признаками. Семь признаков, характеризующих степень рассеченности пластинки листа, составляют отдельную плеяду. Все тринадцать признаков размера пластинки листа, черешка и междоузлия и двадцать четыре признака их формы образуют основную плеяду. Анализ этой основной плеяды на более высоком уровне связи $|r| \geqslant 0.95$ позволил выделить внутри нее группу признаков абсолютных размеров листа и группу признаков размеров и формы междоузлия. Признаки в каждой из этих групп очень прочно связаны между собой.

В наборе из 45 морфологических признаков мы выделили, таким образом, несколько корреляционных плеяд. Признаки каждой из этих плеяд с какой-либо одной стороны характеризуют лист тюльпанного дерева. Многочисленность выделенных плеяд может указывать на разностороннюю и, по-видимому, достаточно полную характеристику объекта исследования. Избыточная мощность некоторых плеяд затрудняет анализ, поэтому такие плеяды желательно сократить в объеме. Признак-индикатор плеяды сильнее других связан с остальными в своей группе и, таким образом, несет больший, чем прочие, объем информации о всех других ее членах. Использование индикаторов вместо набора признаков их плеяд позволяет значительно сократить объем и трудоемкость экспериментальных наблюдений. Признаки-индикаторы различных плеяд в значительной степени независимы друг от друга, и небольшой их набор, как правильно подчеркивает А. Л. Тахтаджян (1966), дает достаточно полную качественную характеристику объекта. Кроме индикаторов плеяд, рационально, по-видимому, для дальнейшего анализа сохранить признаки, не вошедшие ни в одну плеяду.

Анализ факторной структуры морфологических признаков строения метамеров вегетативного годичного побега тюльпанного дерева показал, что на долю первого фактора F_1 приходится очень высокий процент от общей дисперсии (D=53%). Высокая корреляция оказалась у подавляющего большинства (30) признаков размера и формы пластинки листа, черешка и междоузлия. Со вторым фактором F_2, который включает 22% изменчивости исследованных признаков, связаны в основном показатели ширины пластинки листа (9 признаков). Третий фактор F_3 (D=15%) объединяет признаки изрезанности края пластинки листа. Наконец, толщина пластинки и размер прилистников входят в состав F_4.

Рассмотрев факторную структуру исследованных признаков, отобрав основные признаки, определяющие сущность каждого из факторов, и учитывая результаты корреляционного анализа, мы предполагаем использовать в дальнейшей нашей работе с тюльпанным деревом 16 морфологических признаков, приведенных в табл. 1. Основа корреляционной и факторной структур, полученных с набором из 45 признаков, при этом сохраняется. Это указывает на информативность отобранных признаков и устойчивость процедуры факторного анализа. Средняя сила связи этих 16 признаков $\overline{|r|}=0.461$ (табл. 2). Индикатором матрицы парных корреляций является характеристика основания пластинки листа — признак № 10. Анализ дендрита максимального корреляционного пути между признаками показал следующее (рис. 1). Минимальный уровень корреляций признаков — 0.460. На достоверном уровне связи $|r| \geqslant 0.665$ выделяется основная плеяда абсолютных и относительных размеров частей метамера из 12 признаков, а также плеяда рассеченности пластинки листа (признаки — №№ 12, 14, 15), тогда как толщина пластинки листа оказалась не связанной с остальными признаками. Анализ основной плеяды на более высоком уровне связи ($|r| \geqslant 0.90$) позволил выявить внутри нее 3 группы признаков. Первую группу формируют длина пластинки листа, черешка, относительный размер листа и основания его пластинки (№№ 1, 3, 10, 16). Относительная величина верхней лопасти (№ 9) и удлиненность пластинки листа (№ 6) составляют вторую плеяду. Относительная глубина боковой выемки (№ 11) и длина нижних лопастей (№ 8) образуют третью группу. Ширина листа (№ 2), длина

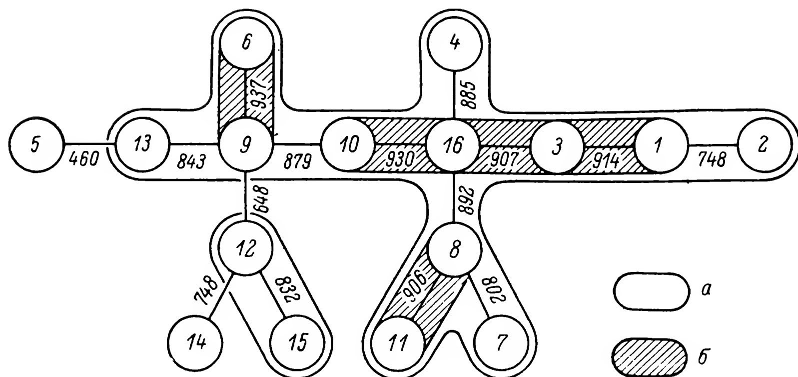


Рис. 1. Максимальный корреляционный путь морфологических признаков метамера сформированного вегетативного годичного побега *Liriodendron tulipifera* L. и корреляционные плеяды при $|r| \geqslant 0.80$ (*а*) и $|r| \geqslant 0.95$ (*б*).

Нумерация признаков та же, что и в табл. 1.
Цифрами указаны значения коэффициентов корреляции. Нуль и точка перед десятичными разрядами $|r|$ опущены.

междоузлия (№ 4), черешчатость (№ 7) и отношение минимальной и максимальной ширины (№ 13) на этом уровне связи обособляются.

Рассмотрим результаты факторного анализа (табл. 3). На долю первого фактора F_1 приходится 50% от общей дисперсии. Высокая корреляция с ним оказалась у 10 признаков размера и формы пластинки листа, черешка и междоузлия. Анализ плеяды признаков первого фактора показал следующее: крупный лист характеризуется большой длиной пластинки листа (№ 1), черешка (№№ 3, 7) и междоузлия (№№ 4, 16). Он удлиненный (№ 6), с растянутой базальной частью (№ 8) и клиновидным основанием пластинки (№ 10), с относительно короткими верхними лопастями (№ 9) и глубокими боковыми выемками (№ 11). Это позволяет F_1 интерпретировать как фактор «крупноразмерности метамера и удлиненности его частей». Со вторым фактором F_2, который включает 25.3% из-

ТАБЛИЦА 1

Признаки морфологического строения метамера сформированного вегетативного годичного побега *Liriodendron tulipifera* L.

№	Признак
1	Длина пластинки листа
2	Ширина пластинки листа
3	Длина черешка
4	Длина междоузлия
5	Толщина листа
6	Удлиненность пластинки листа (отношение ширины пластинки к длине средней жилки)
7	Черешчатость листа (отношение длины черешка к длине средней жилки)
8	Отношение длины нижней лопасти пластинки к длине средней жилки
9	Отношение длины верхней лопасти пластинки к длине средней жилки
10	Характеристика основания пластинки листа (отношение длины основания пластинки к длине средней жилки)
11	Относительная глубина боковой выемки (отношение продольного размера выемки к длине средней жилки)
12	Изрезанность края пластинки листа (отношение периметра к длине средней жилки)
13	Отношение минимальной к максимальной ширине пластинки листа
14	Рассеченность пластинки листа (отношение периметра к корню квадратному из площади листа)
15	Отношение площади листа к площади вписанного в пластинку листа прямоугольника
16	Отношение длины листа к длине междоузлия.

ТАБЛИЦА 2

Парные корреляции |r| морфологических признаков строения метамера сформированного годичного побега *Liriodendron tulipifera* L.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1																
2	748															
3	914	608														
4	471	—113	671													
5	—139	185	—073	—390												
6	—559	130	—631	—862	409											
7	298	021	658	735	067	—479										
8	652	207	840	841	—069	—755	802									
9	—383	291	—480	—782	385	937	—452	—624								
10	—832	—295	—886	—833	316	879	—554	—807	783							
11	773	434	858	671	005	—644	603	906	—401	—756						
12	—193	225	—047	—089	094	550	217	—120	648	317	—058					
13	—004	—541	129	577	—460	—676	357	363	—843	—416	017	—552				
14	364	442	473	344	—131	002	398	254	201	—309	389	748	—422			
15	—059	194	088	109	197	303	313	212	505	161	329	832	—559	659		
16	—805	—338	—907	—885	259	794	—663	—892	646	930	—835	082	—346	—434	—113	
$\overline{\|r\|}$	480	318	551	558	212	574	441	556	557	605	512	318	417	371	309	595

Примечание. Нуль и точка перед десятичными разрядами r опущены.

ТАБЛИЦА 3

Факторная структура морфологических признаков строения метамера сформированного вегетативного годичного побега *Liriodendron tulipifera* L.

№	F_1		F_2		F_3		F_4		Суммарная дисперсия
	r	D	r	D	r	D	r	D	
1	+777	604	+275	076	+545	397	—148	022	998
2	+235	055	+669	447	+658	433	—110	012	948
3	+900	809	+322	104	+238	057	+028	001	970
4	+902	813	—083	007	—394	155	—056	003	978
5	—283	080	+321	103	+217	047	+834	695	925
6	—887	787	+404	163	+034	001	034	001	952
7	+698	487	+214	046	—462	214	+353	125	871
8	+922	851	+127	016	—114	013	+275	076	956
9	—770	594	+617	381	+072	005	—021	001	980
10	—965	930	+046	002	—151	023	+118	014	969
11	+839	704	+352	124	+107	011	+201	040	879
12	—238	056	+807	652	—478	229	—170	029	966
13	+461	212	—783	614	—290	084	—007	000	910
14	+310	096	+784	614	—257	066	—367	135	911
15	—021	001	+819	670	—469	220	+092	009	899
16	—968	+936	—153	023	+007	000	+062	004	964
Суммарная факторная дисперсия, %	50.1		25.3		11.6		7.3		94.2

Примечание. Нуль и точка перед десятичными разрядами r и D опущены.

менчивости признаков, связаны в основном показатели ширины и рассеченности пластинки листа. Широкий лист (№ 2) имеет относительно глубокую боковую выемку (№ 13) и сильно рассеченную пластинку листа (№№ 12, 14). F_2 может быть назван фактором «рассеченности пластинки листа». Уровень связи всех исследованных признаков с третьим фактором F_3 ниже достоверного, поэтому интерпретация его затруднена. Наибольшую связь с ним проявили ширина и длина пластинки листа. Наконец, толщина пластинки листа входит в состав четвертого фактора F_4.

Сопоставление результатов факторного и корреляционного анализов (на уровне $|r| \geqslant 0.665$) показало значительное сходство по составу и объему выделенных плеяд признаков.

Напомним, что ранее мы (Васильев, Гольцова, 1980) выделили шесть групп морфологических и анатомических признаков по характеру их изменения в пределах годичного побега тюльпанного дерева (рис. 2). Первую группу (*I*) образуют относительно константные признаки, ход изменения которых на побеге может быть представлен практически прямой линией, параллельной оси абсцисс; вторая группа (*II*) — признаки, изменчивость которых относительно высока, носит «неопределенный» характер и изображается ломаной линией; третью группу (*III*) составляют монотонно изменяющиеся признаки, описываемые прямой, расположенной под тем или иным углом к оси абсцисс, или экспоненциальной кривой (такого рода закономерности обнаружены В. Р. Заленским, 1904). Изменение прочих исследованных показателей строения метамера носит периодический характер. Ход изменения признаков четвертой группы (IV) представлен кривой возрастных изменений Н. П. Кренке (1940), имеющей восходящую и нисходящую ветви. Изменение признаков пятой группы (*V*), описываемое синусоидальной кривой с одним периодом, может рассматриваться в виде двух очередных, монотонно изменяющихся кривых, каждая из которых представляет собой закономерность Заленского. Наконец, последнюю, шестую группу (*VI*) образуют признаки, которые отличаются двумя периодами циклических изменений Кренке в пределах годичного побега.

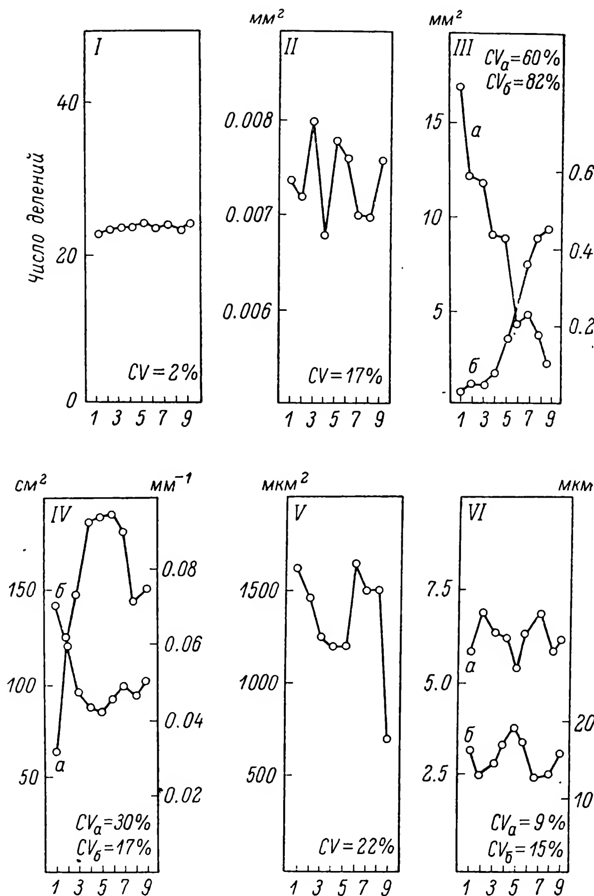


Рис. 2. Изменение признаков морфологического и анатомического строения метамеров в пределах сформированного годичного побега *Liriodendron tulipifera* L.

I — число клеточных генераций верхней эпидермы; *II* — абсолютная площадь флоэмы проводящего пучка на поперечном срезе черешка; *III*, *а* — площадь поперечного сечения проводящих тканей междоузлия; *III*, *б* — отношение длины междоузлия к площади соответствующего ему листа; *IV*, *а* — площадь листа; *IV*, *б* — коэффициент изрезанности пластинки листа; *V* — площадь клетки верхней эпидермы; *VI*, *а* — степень рассеченности пластинки листа; *VI*, *б* — высота клеток верхней эпидермы. *По оси абсцисс* указан номер междоузлия, считая от основания годичного побега, *по оси ординат* — значения признаков. CV — коэффициент вариации соответствующего признака.

Проанализируем характер изменения значения факторов у листьев модельного побега (рис. 3). Фактор размера метамера и удлиненности его частей F_1 монотонно возрастает с увеличением порядкового номера листа на побеге (кривая типа *III*). Изменение F_2 — «рассеченности пластинки листа» — представлено двувершинной кривой. Фактор размера пластинки листа (главным образом ширины) F_3 формирует одновершинную кривую типа *IV*. Закономерность изменения толщины листа F_4 изображена ломаной линией (кривая типа *II*). У исследованного годичного побега можно выделить, таким образом, две части (два элементарных побега), связанные с двумя периодами роста в процессе его формирования. Характер изменения рассеченности, ширины и толщины пластинки листа (F_2, F_3, F_4 соответственно) указывает на наличие границы между ними на уровне пятого листа, считая от основания побега. Эти элементарные побеги различаются размерами метамера и удлиненностью его частей (F_1, F_3, F_4), но сходны по изменению показателей изрезанности края пластинки листа (F_2). Кривые F_2 и F_3 на рис. 3 симметричны относительно прямой, параллельной оси ординат и пересекающей ось абсцисс в точке, соответствующей пятому листу на побеге.

В пределах годичного побега тюльпанного дерева выявлено всего четыре типа кривых изменения значения морфологических признаков

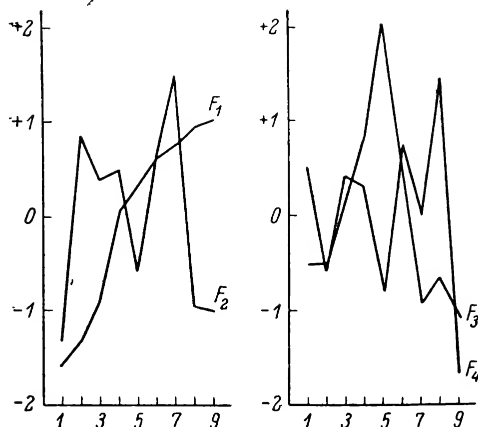


Рис. 3. Изменение значений факторов F_1, F_2, F_3 и F_4 в зависимости от положения листа на сформированном вегетативном годичном побеге *Liriodendron tulipifera* L.

По оси абсцисс указан номер междоузлия, считая от основания годичного побега, *по оси ординат* — значения факторов.

из шести, описанных нами ранее (рис. 2). Кривая типа *V* обнаружена только у анатомических признаков тюльпанного дерева. Группа относительно константных признаков (тип *I*), выделенная нами на основании их незначительной изменчивости (CV⩽5%), оказалась расформированной. Ее признаки распределились по оставшимся группам, так как методика факторного анализа предусматривала их нормирование.

Результаты статистической обработки признаков строения листа модельного побега (*I*) тюльпанного дерева мы сопоставили с данными о побегах, собранных с деревьев разного возраста и местонахождения. Для примера приведены побеги с семидесятилетних экземпляров из Адлера (побег *II*) и Батуми (побег *III*).

Сравнение средних арифметических значений признаков исследованных побегов показало, что листья побега *I* имеют большие размеры (признаки №№ 1—4), удлиненность (№№ 6, 8) и изрезанность (№№ 11, 12, 14). В то же время их толщина (№ 5), черешчатость (№ 7), относительные размеры основания (№ 10), ширина выемки (№ 13) и длина верхней лопасти (№ 9) меньше, чем у побегов старых деревьев (*II* и *III*). Отмеченные различия являются, по-видимому, возрастными. Все три побега обнаруживают значительное сходство по степени изменчивости изученных признаков морфологического строения их листьев (рис. 4). Побег *III* выделяется, однако, сравнительно низким коэффициентом вариации длины междоузлия (№ 4) и высокой изменчивостью черешчатости листа (№ 7), тогда как у побега *I* очень изменчиво отношение длины листа к длине междоузлия (№ 16). Коэффициент вариации большинства изученных признаков не зависит, очевидно, от возраста. Изменчивость листа тюльпанного дерева низкая, что, возможно, связано с отсутствием метаморфоза листьев в чешуи и может служить показателем примитивности вида.

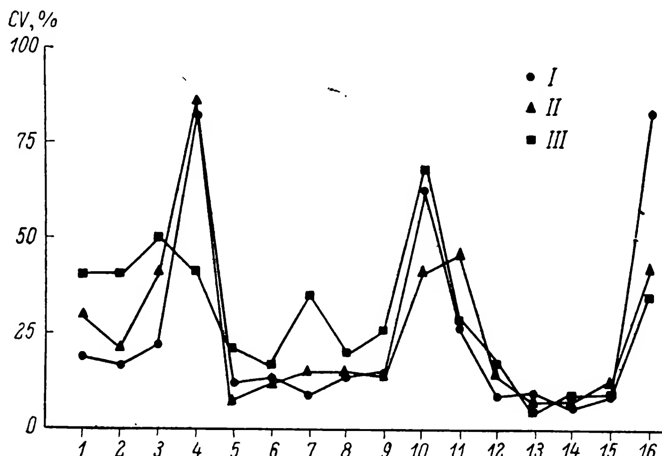


Рис. 4. Изменчивость морфологических признаков листа различных побегов *Liriodendron tulipifera* L.

По оси абсцисс указан порядковый номер изученного признака (см. табл. 1), *по оси ординат* — значение его коэффициента вариации; *римские цифры* — номер побега.

Сравнительный анализ корреляционных матриц трех побегов показал, что их средние уровни связи высокие. Такая высокая степень связанности элементов метамера годичного побега тюльпанного дерева является, по-видимому, чертой, характерной для примитивных форм и может служить критерием эволюционной подвинутости вида. Корреляционная и факторная структура у всех трех побегов весьма сходная, плеяды признаков имеют общую основу. Черешчатость (№ 7), удлиненность (№ 6), относительная длина верхней лопасти и оси листа (№№ 9, 16) входят в состав одноименных факторов анализируемых побегов с одинаковым знаком и нагрузкой. Побеги имеют и некоторые индивидуальные особенности. Их корреляционные структуры различаются между собой положением и степенью связанности относительных размеров боковой выемки пластинки (№№ 11, 13). Изменение значений факторов у листьев изученных годичных побегов может быть описано теми же четырьмя типами кривых, что и у модельного. Из сказанного выше можно сделать заключение о том, что анализ сформированного годичного побега позволяет выявить достаточно полную картину изменчивости и взаимосвязей признаков строения листа данного вида.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев Б. Р., Н. И. Гольцова. (1979). Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera* L. Строение метамера и изменчивость его признаков у закончившего рост побега. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3. — Васильев Б. Р., Н. И. Гольцова. (1980). Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera* L. Изменение строения метамеров в зависимости от их положения на побеге. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3. — Васильев Б. Р., Н. С. Ростова. (1977). О некоторых корреляциях признаков листа *Bryophyllum* (*Crassulaceae*). Опыт использования автоматических систем для измерения объектов и обработки данных при морфологических исследованиях. Бот. ж., 62, 3. — Выханду Л. К. (1964). Об исследовании многопризнаковых биологических систем. В кн.: Применение математических методов в биологии, 3. Л. — Заленский В. Р. (1904). Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Изв. Киевск. политехн. инст., IV, 1. — Кренке Н. П. (1940). Теория циклического старения и омоложения растений. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений.

Ленинградский государственный университет. Получено 11 IV 1979.

УДК 581.4 : 581.442

Г. П. Белостоков

ГАБИТУС КУСТОВИДНОГО ПОДРОСТА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

G. P. BELOSTOKOV. HABITUS OF THE YOUNG BUSH-LIKE ARBORESCENT PLANTS

Рассматривается габитус кустовидного подроста некоторых древесных растений. Выделены его элементы и формы, возникающие в результате действия неблагоприятных фитоценотических условий.

Под габитусом древесных растений понимается их внешний облик, возникший в определенных ценотических и почвенно-климатических условиях и отражающий приспособленность растений к этим условиям (Шитт, Метлицкий, 1940; Шитт, 1952; Серебряков, 1954, и др.). Габитус древесных растений не постоянен, а изменяется в связи с развитием и прохождением особью отдельных периодов жизненного цикла.

Вопрос о габитусе растений вообще, и в частности для отдельных жизненных форм, разработан еще недостаточно, хотя сам термин «габитус» введен в ботанику давно. Основы изучения габитуса древесных

растений были заложены советскими ботаниками (Шитт, Метлицкий, 1940; Шитт, 1952; Гусева, 1944; Серебряков, 1954, 1955, 1962, и др.).

В литературе по лесоводству возрастная фаза подроста разделяется на две подфазы — «подроста» и «жердняка» (Кравчинский, 1905; Тальман, 1952; Соловьев, 1954, и др.). В ботанической литературе также принимается это подразделение (Яхонтов, 1909; Иванова, 1953; Карпов, 1956, 1960; Якшина, 1965, и др.). И. Г. Серебряков (1962) различает у ювенильных лиственных древесных растений две фазы — кустовидную и древовидную. Из них наиболее изученной оказалась древовидная фаза подроста.

Многие исследователи установили, что ухудшение условий роста способствует развитию кустовидной формы у ряда видов древесных растений (Kihlmann, 1890; Асосков, 1931; Запрягаева, 1951; Иванова, 1953; Серебряков, 1962; Карпов, 1969, и др.).

Литература, отражающая развитие морфологической структуры кустовидного подроста древесных растений, незначительна, и она свидетельствует о недостаточной изученности этого вопроса. Между тем кустовидный подрост представляет важную фазу в морфогенезе ювенильных древесных растений, поэтому вполне очевидна своевременность постановки вопроса данного исследования.

Объекты и методы исследования

Работа проводилась в Жигулевском государственном заповеднике (Куйбышевская обл.). Габитус кустовидного подроста изучали у *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth, *Ulmus laevis* Pall., *Acer platanoides* L., *Tilia cordata* Mill., *Quercus robur* L.

Кустовидный подрост наблюдается в следующих типах насаждений:

1. Сосняк злаково-разнотравный; подрост редкий из *Pinus sylvestris*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Quercus robur*; подлесок редкий из *Corylus avellana*, *Tilia cordata*, *Sorbus aucuparia*, *Euonymus verrucosa*, *Rosa canina*; травянистый покров из *Poa sylvestris*, *Milium effusum*, *Festuca gigantea*, *Carex pilosa*, *Asperula odorata* и др.

2. Дубняк злаково-разнотравный; подрост из *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Ulmus laevis*; подлесок из *Corylus avellana*, *Cerasus fruticosa*, *Rhamnus frangula*, *Viburnum opulus*; травянистый покров из *Milium effusum*, *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria*, *Convallaria majalis* и др.

3. Липняк злаково-разнотравный; подрост редкий из *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Populus tremula*, *Quercus robur*, *Ulmus laevis*; подлесок из *Euonymus verrucosa*, *Rhamnus frangula*, *Corylus avellana* и др., травянистый покров из — *Polygonatum odoratum*, *Pulmonaria obscura*, *Galium verum* и др.

4. Кленник липовый; подрост из — *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Ulmus laevis*, *Quercus robur*, *Betula pendula*; подлесок из *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Lonicera xylosteum*; травянистый покров из *Aegopodium podagraria*, *Stellaria nemorum*, *Convallaria majalis*, *Carex pilosa* и др.

В этих типах насаждений сомкнутость крон — 0.5—0.7; почва суглинистая, перегнойно-карбонатная, щебенчатая на доломитовых осыпях, реже — супесчаная, с прослойками глины.

Кустовидный подрост каждого вида отбирали у пяти растений весной, летом и осенью. При камеральной обработке собранного материала использовали метод морфологического анализа. Сущность его состоит в морфологическом изучении строения почек, годичных побегов, скелетных ветвей, кроны и габитуса подроста.

Настоящая статья представляет собой итог изучения габитуса кустовидного подроста перечисленных древесных растений (Белостоков, 1974, 1976, 1977, 1978а, б).

Результаты исследования

Под кустовидным подростом понимается фаза в морфогенезе ювенильных древесных растений, связанная с началом ветвления главного побега сеянца и формированием боковых ветвей, растущих быстрее главной оси. Развитый кустовидный подрост имеет несколько ветвей второго порядка, образовавшихся после прекращения роста или отмирания главной оси и отходящих от многолетнего основания растения.

Основными компонентами габитуса надземной части кустовидного подроста являются крона, стволик или стволики и многолетнее основание (рис. 1).

Исследования многих ботаников показали, что строение кроны зависит от наследственных особенностей растений, сложившихся фитоценотических условий и коррелятивных взаимоотношений, которые складываются между главной осью и скелетными ветвями (Lundegardh, 1916; Huber, 1926; Iost, 1936; Münch, 1938; Дылис, 1947; Шитт, 1952; Серебряков, 1955, 1962; Гурский, 1957, и др.).

Характерные особенности кроны кустовидного подроста заключаются в ее ажурности, обусловленной небольшим количеством скелетных ветвей, участвующих в ее сложении; в склонности к многокронности. Подросту большинства растений свойственны округлая и зонтиковидная кроны, но встречаются также чашеобразная и флагообразная. У сильно угнетенного подроста крона разрушается, побегообразование почти полностью прекращается, от многолетнего основания отрастают одна-две слабо развитые ветви (рис. 2, *а*, *б*).

При равных условиях у одних растений крона формируется раньше, у других — позже. Наряду с внешними факторами, среди которых важнейшим следует считать сомкнутость древостоя, на развитие кроны подроста большое влияние оказывает его способность переносить затенение. Относительно теневыносливые в молодом возрасте *Quercus robur*, *Ulmus laevis* и теневыносливая *Tilia cordata* раньше формируют крону и она более устойчива к разрушению по сравнению со светолюбивыми породами — *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *Acer platanoides*. Недостаток света вызывает перераспределение скорости роста среди ветвей различных порядков. Ослабление роста главной оси способствует усилению роста боковых ветвей. Взаимодействие главной оси с боковыми ветвями сокращает или увеличивает число порядков ветвления кустовидного подроста.

Явление многокронности наблюдается у кустовидного подроста довольно часто. Несколько крон образуется в результате опускания скелетных ветвей к земле и формирования парциальных кустов. Скелетные ветви опускаются к земле под тяжестью скапливающегося на них снега и льда, ослабления развития механической ткани, разрушения многолетнего основания, отрастания от него боковых ветвей, имеющих удлиненную плагиотропную часть. Ветви, опустившиеся к земле, приподнимаются своими верхушками, каждая из которых становится центром формирования небольшой редкой кроны. Многокронность является также следствием способности подроста некоторых древесных растений образовывать корневищеподобные ветви. Они стелются по верхнему слою земли или скрыты под лесной подстилкой, верхушки их дают начало кроне парциального куста.

Стволик образуется в процессе отмирания нижних ветвей главной оси. Диаметр его не превышает 2—3, а длина (от основания до первой живой ветви) колеблется от 8 до 15 см. Стволики бывают ровные или извилистые, направлены вертикально или под углом вверх.

Отмирание и возобновление скелетных ветвей являются причиной возникновения у кустовидного подроста многолетнего основания. По внешнему виду оно напоминает каудекс. Е. Л. Нухимовский (1968, 1969а, б) отмечает, что латинский термин «caudex» имеет длительную историю и употребляется для обозначения различных органов растений.

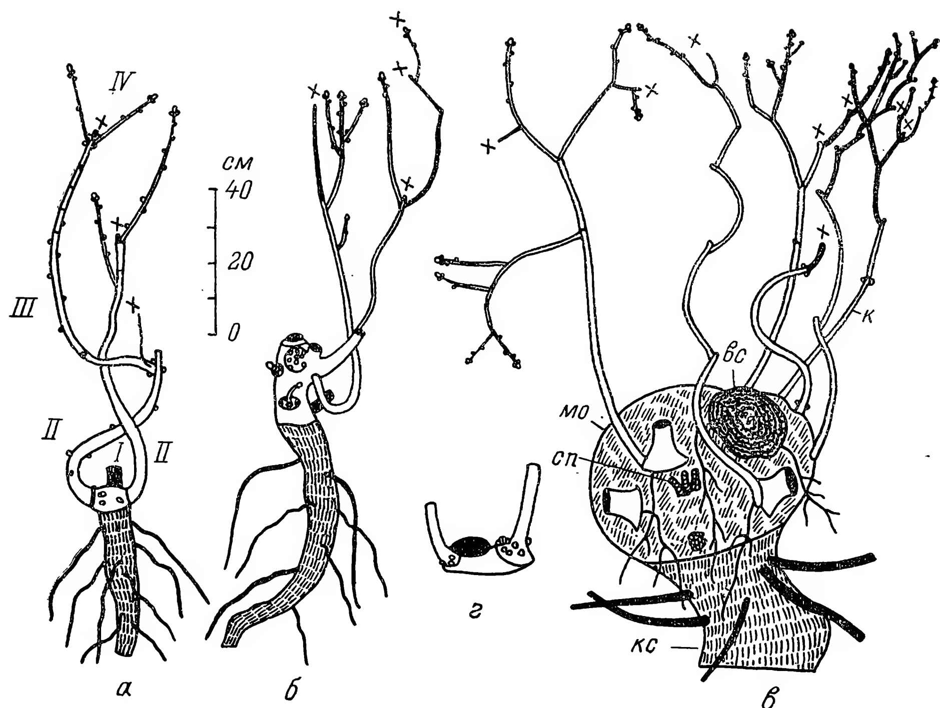


Рис. 1. Кустовидный подрост *Quercus robur*.

а — двухосный с противоположно расположенными ветвями второго порядка, *б* — двухосный с односторонне расположенными ветвями второго порядка, *в* — многоосный подрост, *г* — основания отмерших ветвей со спящими почками, *к* — крона, *вс* — веточный след, *мо* — многолетнее основание, *сп* — спящие почки, *кс* — корневая система; I, II, III, IV — порядок ветвей.

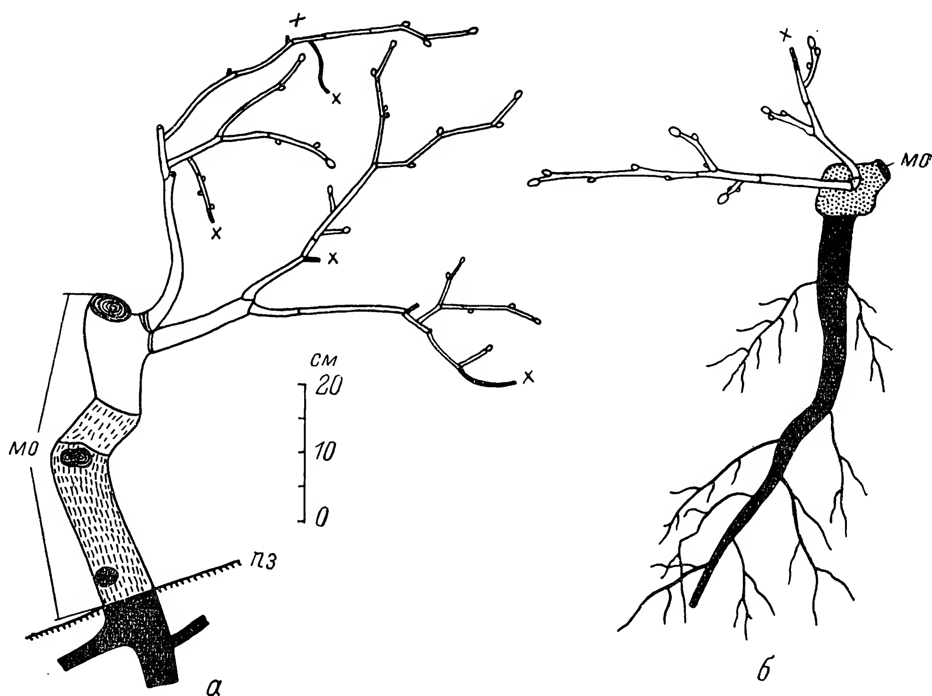


Рис. 2. Подрост *Tilia cordata*.

а — штамбовый, *б* — разрушающийся, *мо* — многолетнее основание, *пз* — поверхность земли.

Под каудексом он понимает многолетнюю стеблевую часть (пенек), расположенную над корневой шейкой и в течение всей жизни поликарпического растения связанную со стержневым корнем. В работах советских ботаников этот термин характеризует многолетние, чаще всего одревесневшие стеблевые части в основании стержнекорневых травянистых многолетников и стержнекорневых полукустарников (Шалыт, 1950, 1952; Коровин, 1961—1962; Серебряков, Серебрякова, 1967, и др.).

С каудексом многолетнее основание кустовидного подроста имеет сходство и отличие. Сходство заключается в характере происхождения и роли этого образования в морфогенезе древесных растений. Каудекс образуется за счет резид, в формировании многолетнего основания принимают участие также резиды, представляющие собой нижние части отмерших ветвей с расположенными на них спящими почками. Отличие состоит в том, что каудекс для травянистых растений и полукустарников — постоянный признак, проявляющий себя независимо от условий произрастания. В морфогенезе ювенильных древесных растений многолетнее основание функционирует ограниченное время и его возникновение связано с экстремальными условиями существования.

Рассматривая морфогенез кустарников, И. Г. Серебряков (1962) отмечает образование у них многолетних, одревесневших, подземных или несколько возвышающихся над землей оснований отмерших ветвей, названных ксилоподием. Сходные структуры формируются и у кустовидного подроста (рис. 1, *в*). У него наблюдаются две зоны ветвления: верхняя и нижняя. Нижняя — зона кущения подроста, основа образования его скелетных ветвей. После их отмирания остаются «пеньки», располагающиеся на многолетнем основании подроста. При наличии спящих почек пеньки удерживаются здесь в течение многих лет, а при их отсутствии они отпадают быстрее, после чего остаются рубцы, названные нами «веточными следами». В данном случае этот термин имеет не только анатомическое, но и морфологическое значение.

Таким образом, принимая во внимание, что каудекс формируется у травянистых растений и полукустарников, ксилоподий — у кустарников и что многолетнее основание подроста древесных растений имеет с ними только отдаленное сходство, можно заключить, что оно представляет собой специфическое образование, свойственное некоторым ювенильным древесным растениям. В связи с этим применительно к ним целесообразно пользоваться этим термином.

Элементами многолетнего основания подроста являются: базис — укороченный стебель, оставшийся после отмирания главной оси; живые основания отмерших ветвей (длиной 3—5 см), отходящие от многолетнего основания вверх и в стороны; веточные следы, возникшие после разрушения оснований отмерших ветвей; спящие почки, придаточные корни. Многолетнее основание подроста обычно располагается над поверхностью земли, реже бывает скрыто подстилкой.

Утолщение многолетнего основания зависит от деятельности камбия, от ветвления спящих почек и интенсивности восстановительного побегообразования. Поскольку действия этих факторов в различные годы проявляются неодинаково, рост многолетнего основания не всегда протекает равномерно во все стороны; оно сильно растет в толщину с той стороны, где больше сосредоточивается спящих почек и энергичнее совершается восстановительное побегообразование.

Нами выделено 5 форм многолетнего основания подроста, развивающихся в течение его морфогенеза. По структурно-возрастным особенностям эти формы распределяются так: продолговатая, булавовидная, овальная, округлая и коромыслообразная. Продолговатая форма возникает из основания отмершей главной оси, от которого отрастают ветви второго порядка. Такое основание подроста слабо отличается от основания корня. У *Pinus sylvestris* продолговатая форма основания сохраняется в течение всей жизни подроста в связи с отсутствием спящих почек. Для подроста лиственных древесных растений она характерна только в начале его раз-

вития. Булавовидная форма образована расширенной верхушкой и более узкой нижней частью основания главной оси, переходящей в основание главного корня. Верхняя часть булавовидного основания является зоной восстановительного побегообразования, тогда как нижняя часть — зоной придаточных корней. Булавовидная форма основания наблюдается у развитого подроста лиственных древесных растений. Особенно часто она развивается у подроста *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Betula pendula*. Овальная и округлая формы основания свойственны стареющему кустовидному подросту. Коромыслообразная форма характеризуется тем, что в ее образовании принимают участие основание главной оси и основания двух ветвей второго порядка, отходящие в противоположные стороны. Она отмечена у разрушающихся подростов *Acer platanoides*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*.

Ветвление скелетных ветвей на многолетнем основании — не выше третьего порядка. Они формируются посередине, или располагаются по периферии, или концентрируются сбоку основания. На разрушающемся основании подроста побегообразование угнетено (рис. 2, *б*).

У изученных древесных растений многолетнее основание подроста развито неодинаково. По возрастанию мощности его развития они располагаются в таком порядке: *Pinus sylvestris*, *Ulmus laevis*, *Betula pendula*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Quercus robur*.

Габитуальные особенности кустовидного подроста определяются количеством и соотношением в росте скелетообразующих ветвей, что позволяет выделить следующий структурно-возрастной ряд его форм: древовидный подрост; кустовидный подрост с лидерной главной осью, образованный первичным кустом; кустовидный двухосный подрост, образованный первичным кустом, если главная ось сохраняется, или вторичным кустом, если она отмирает; кустовидный многоосный подрост, образованный вторичным кустом; кустовидный многоосный подрост, состоящий из нескольких парциальных кустов (Белостоков, 1974, 1976, 1977, 1978а, б).

Древовидный подрост возникает из сеянца, отводка или корневой поросли. Он имеет главную ось, на которой формируются первые боковые ветви, развивающиеся до или после отмирания ее верхушки. Ветви второго порядка не перерастают главной оси, которая в результате коррелятивного торможения угнетает их рост. Развитие древовидного подроста продолжается от пяти до десяти лет. Однако от этого среднего срока наблюдаются различные отклонения, связанные с характером сомкнутости крон взрослых деревьев. Уменьшение сомкнутости крон ускоряет переход сеянца в древовидный подрост и сокращает пребывание его в этой фазе. Наоборот, увеличение сомкнутости крон от средней полноты (0.5) замедляет вступление сеянца в эту фазу и увеличивает срок его пребывания в ней (рис. 3, *а*).

Кустовидный подрост с лидерной главной осью формируется из древовидного. В морфологическом отношении он характеризуется наличием главной оси, имеющей первичное или вторичное происхождение, снижением ее роста до минимума, образованием базиса пристволького роста скелетных ветвей. Развитие такого подроста происходит только при условии оптимальной сомкнутости крон взрослых деревьев (0.4—0.5), и продолжается оно от восьми до двенадцати-пятнадцати лет (рис. 3, *б*).

Кустовидный двухосный подрост формируется из древовидного или кустовидного одноосного подроста. Отмечены два случая его образования: 1) при функционирующей главной оси, 2) после ее отмирания. В обоих случаях скелетные ветви возникают из спящих почек, находящихся в основании существующей или отмершей главной оси. Развитие двухосного подроста продолжается от восьми до пятнадцати и более лет в зависимости от сложившихся фитоценотических условий и видовых особенностей древесных растений (рис. 1, *а*, *б*).

Кустовидный многоосный подрост развивается из кустовидного одноосного или двухосного подроста. Он отличается отмиранием или сохранением главной оси; образованием сильных ветвей второго порядка,

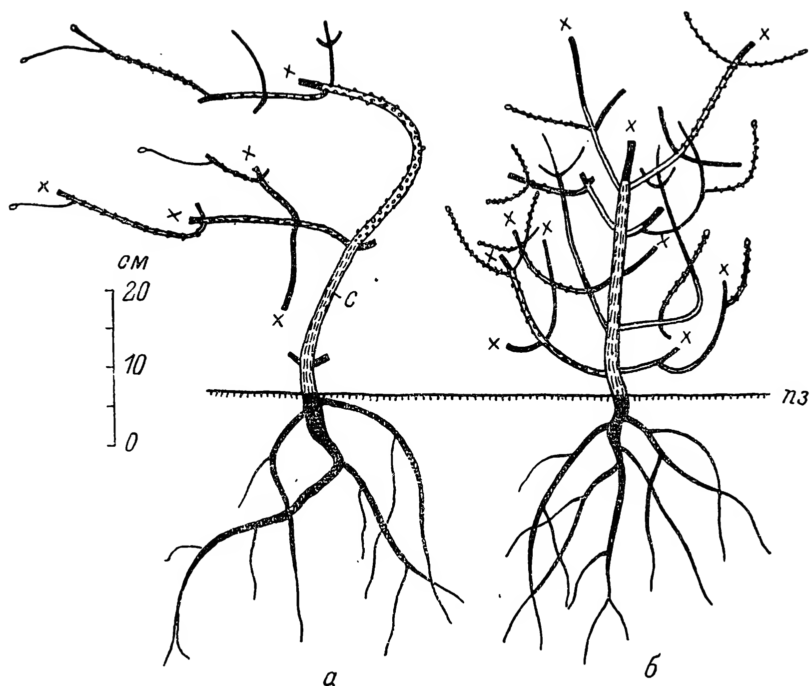


Рис. 3. Торчковый подрост *Pinus sylvestris*.

а — рыхлоторчковый, *б* — плотноторчковый. *Крестик* — отмершие органы подроста, *с* — стволик.

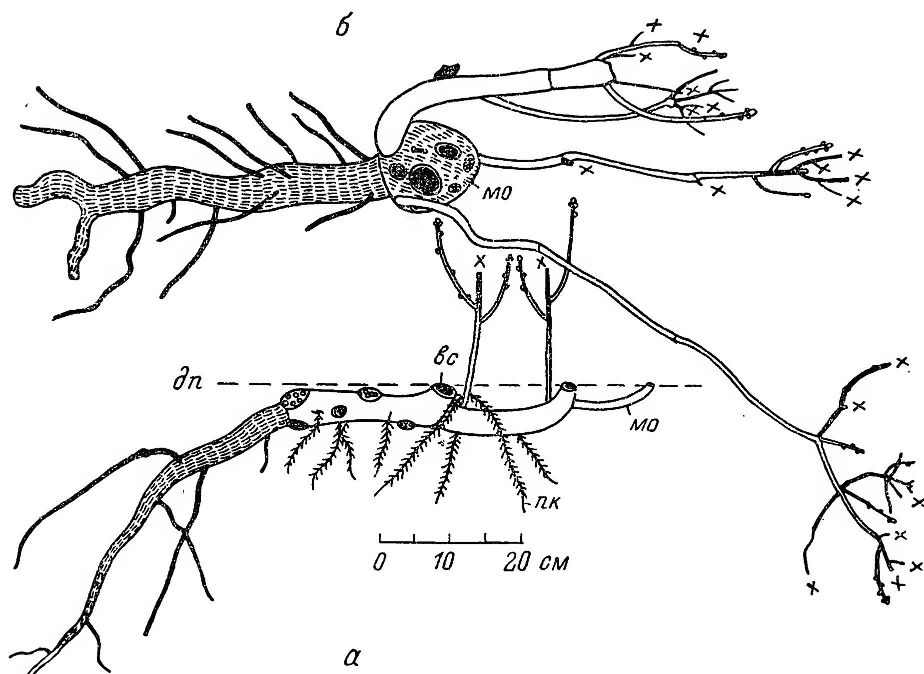


Рис. 4. Подрост *Quercus robur*.

а — шпалерообразный, *б* — чашеобразный. *дп* — поверхность подстилки, *пк* — придаточные корни; остальные обозначения, как на рис. 1 и 3.

являющихся теперь скелетообразующими органами подроста; формированием многолетнего основания; развитием корневищеподобных ветвей. Существование многоосного подроста продолжается от пятнадцати до пятидесяти и более лет (рис. 1, *г*).

Кустовидный многоосный подрост, состоящий из нескольких парциальных кустов, формируется из отводков. Ему свойственны различная структура парциальных кустов, рядовое или групповое их расположение около материнского куста, что определяется наличием около него свободного пространства, т. е. фитоценотическими условиями. Развитие такого подроста продолжается от двадцати до шестидесяти и более лет.

В зависимости от расположения скелетообразующих ветвей в пространстве, характера их развития и биологических особенностей древесных растений выделены такие морфологические формы кустовидного подроста: торчковая, шпалерообразная, чашеобразная, штамбовая, стелющаяся, приподнимающаяся и аркообразная.

«Торчки» имеют ослабленный и угнетенный вид, их надземная часть периодически отмирает и снова оживает из спящих почек, находящихся в основании растений. Торчки под пологом леса неоднородны: одни из них имеют однолетнюю часть с еще неодревесневшим стеблем, другие — многолетнюю. Надземная часть, как однолетняя, так и многолетняя, может быть первичной, образовавшейся из почки зародыша, или вторичной, возникшей после отмирания первичного стебля из спящей почки. Периодическое отмирание побегов и образование новых приводят к увеличению количества ветвей, растущих вертикально или наклонно. Величина годичных приростов остается небольшой, поэтому междоузлия укорочены и почки располагаются скученно. Книзу ветви сходятся к одной главной оси, образовавшейся в течение первых лет жизни подроста (Юницкий, 1927; Иващенко, 1939; Пятницкий, 1949; Карпов, 1956, 1969; Серебряков, 1962, и др.).

У изученных нами растений в соответствии со степенью их угнетения выделяются рыхлоторчковая (рис. 3, *а*) и плотноторчковая (рис. 3, *б*) формы подроста. Они различаются длиной и толщиной оснований ветвей и побегов, а также характером объединения их в группы неодинаковой плотности. В начале формообразования подроста группы живых оснований ветвей и побегов отрастают в различных направлениях, но позже в связи с гибелью некоторых групп они располагаются с одной стороны растений. При отмирании очага побегообразования из сохранившейся спящей почки в основании ветви второго или третьего порядков возникает ветвь, которая может стать новым центром побегообразования. Такая смена вызывает «осаживание» кроны торчкового подроста, высота которого редко превышает 50 см. Торчок — уродливый, сильно ослабленный кустовидный одноосный подрост, обреченный в большинстве случаев на отмирание. Кроме фитоценотических условий, на его возникновение влияет повреждающее действие, наносимое мышевидными грызунами, белками, зайцами и лосями. Лоси особенно сильно повреждают подрост сосны обыкновенной.

Шпалерообразная форма подроста возникает в результате отрастания уступчато в одной плоскости последующих ветвей от предыдущих. Ветви последующих порядков развиты слабее предыдущих, поэтому все они располагаются более или менее на одном уровне. Часто шпалерообразная форма развивается у подроста, началом которому послужила корневищеподобная ветвь. Из ее почек образуются две или три надземные ветви, расположенные в один ряд (рис. 4, *а*).

Чашеобразная форма подроста отличается наличием нескольких ветвей второго порядка, расходящихся в стороны от многолетнего основания. Ветви замещения сохраняют эту же тенденцию роста. Несмотря на сравнительно одинаковое развитие, среди них выделяется одна несколько более сильная ветвь. В связи с этим различается чашеобразный подрост с лидерной ветвью и без нее. Ветви третьего порядка направлены в стороны или располагаются в тангентальной плоскости (рис. 4, *б*).

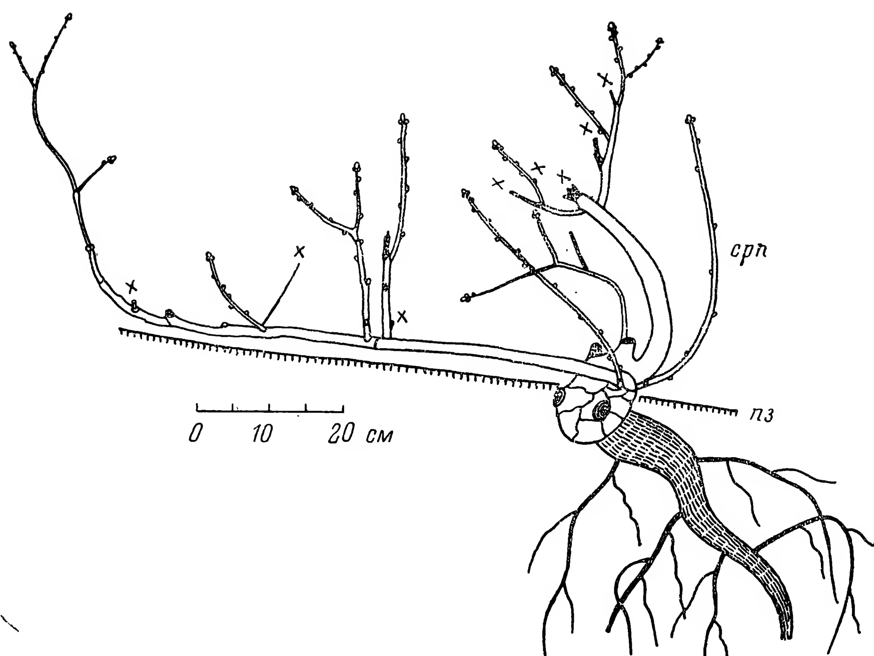


Рис. 5. Стелющийся подрост *Quercus robur*.

срп — сильный развивающийся побег; остальные обозначения, как на рис. 2 и 3.

Рис. 6. Коромыслообразный подрост *Acer platanoides*.

Обозначения, как на рис. 1 и 2.

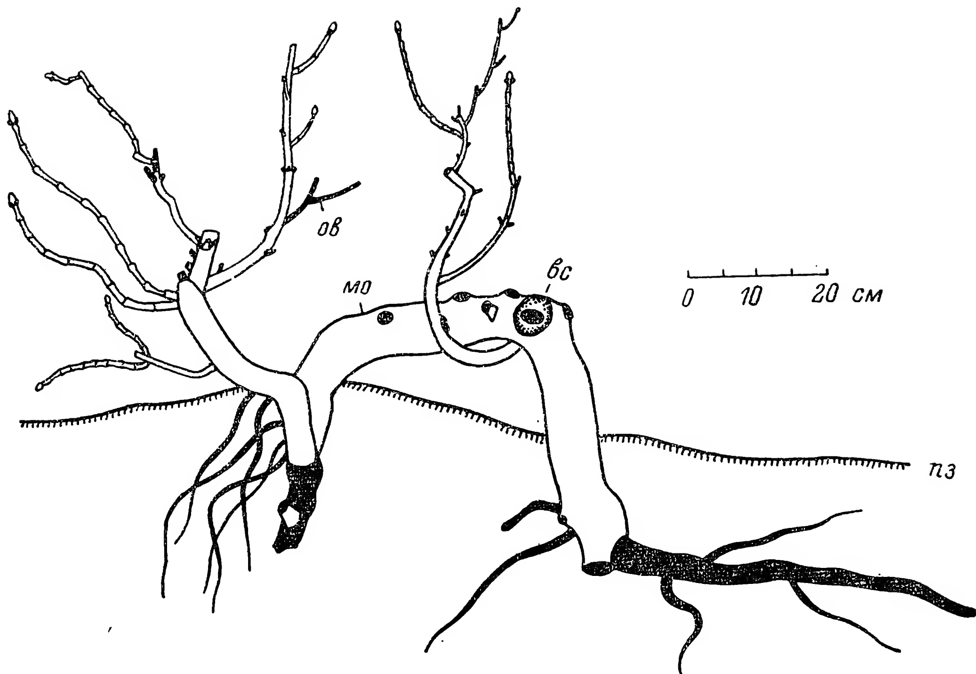


Рис. 7. Аркообразный подрост *Acer platanoides.*
ов — отмершая ветвь; остальные обозначения, как на рис. 1 и 2.

Штамбовая форма подроста характеризуется продолговатым многолетним основанием (штамбом), длина которого равна 8—15 см. Штамб часто представляет собой основания нескольких ветвей, отходящих одно от другого под тем или иным углом. Из почек его образуются различно развитые ветви (рис. 2, *а*).

Стелющаяся форма подроста широко распространена в условиях горной местности Жигулей. У нее развивается сильная ветвь, растущая наклонно (плагиотропно) недалеко от поверхности земли, соприкасаясь с нею на большем или меньшем протяжении, а над землей приподнимается ее верхушка, например у *Betula pendula*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Quercus robur*. От плагиотропной ветви вверх отрастают несколько ветвей третьего порядка (рис. 5).

Приподнимающаяся форма отличается от стелющейся тем, что у нее с землей контактирует только основание главной оси, а остальная ее часть направлена под острым углом вверх.

Коромыслообразная форма подроста представляет собой разновидность стелющейся формы кустовидного подроста, когда две противоположные скелетные ветви стелются по земле, приподнимаясь только своими верхушками (рис. 6).

Аркообразная форма подроста встречается сравнительно редко. Она была обнаружена у *Acer platanoides*, *Tilia cordata*. Главная ось подроста дугообразно выгибается над поверхностью земли, причем с одной стороны ее удерживает корневая система главного корня, а другой конец дуги упирается в почву и укореняется или не укореняется. Дугообразная ось первого порядка является основанием подроста, на котором формируются ветви второго порядка и видны веточные следы, но спящие почки единичны (рис. 7). Аркообразный подрост возникает в результате механического придавливания к земле верхушки древовидного или кустовидного одноосного подроста опавшей ветвью взрослого дерева или вследствие образования скелетной ветви сбоку разрушающегося многолетнего основания и опускания ее верхушки к земле под действием собственной тяжести.

Обсуждение результатов

Кустовидный подрост представляет собой возрастную фазу в морфогенезе некоторых ювенильных древесных растений. Он возник как результат их приспособления к неблагоприятным фитоценотическим условиям. С другой стороны, имеются древесные растения (*Picea abies*, *Populus tremula*, *Fraxinus excelsior*), у которых кустовидный подрост не развивается даже при чрезмерной сомкнутости древостоя. В разреженном насаждении он не образуется в жизненном цикле большинства древесных растений.

У ювенильных древесных растений, способных к формированию кустовидного подроста, повышенная сомкнутость крон взрослых деревьев вызывает изменение соотношения силы роста ветвей различных порядков. Это обстоятельство является причиной того, что древовидный подрост, достигнув определенной высоты, не растет больше вверх, а разрастается в стороны. В результате этого процесса происходит приствольный рост скелетных ветвей недалеко от поверхности земли у кустовидного одноосного подроста, а затем образуется кустовидный многоосный подрост.

Термин «кустовидный подрост» говорит о том, что в этой возрастной фазе некоторые древесные растения имеют сходство с настоящими кустарниками. Кустарники способны к ветвлению не только в надземной части, но и в приземной и подземной, что биологически подобно кущению травянистых многолетников (Лучник, 1960; Серебряков, 1962; Казарян, 1969; Казарян, Гаспарян, 1970; Мазуренко, Хохряков, 1977, и др.).

У кустовидного подроста также наблюдаются кустовидная форма габитуса; уменьшение длительности жизни скелетных осей; способность к кущению; акротонное ветвление скелетных осей; образование отводков; лучевое, ярусное и кольцевое расположение парциальных кустов около материнского.

Вместе с тем между кустовидным подростом и настоящими кустарниками наблюдаются существенные различия. Среди них надо назвать следующие: многообразие форм кустовидного подроста и однообразие габитуса кустарников; габитус у кустовидного подроста — это приспособление для переживания неблагоприятных условий, поэтому у ювенильных древесных растений он носит временный характер; особенности процесса прекращения верхушечного роста скелетных ветвей: у кустовидного подроста он определяется экзогенными, а у кустарников — эндогенными факторами; ритмичность смены скелетных ветвей: наличие ее у кустарников и отсутствие у кустовидного подроста; более четкая выраженность в морфогенезе кустовидного подроста древовидной фазы, которая при благоприятных условиях может продолжаться весь ювенильный период; состояние главной оси кустовидного подроста, которая может быть представлена стволиком, штамбом и многолетним основанием; колебание размеров скелетных ветвей у кустовидного подроста; тенденция кустовидного подроста к формированию лидерной ветви, особенно в случае благоприятных условий; меньшее количество скелетных ветвей у кустовидного подроста по сравнению с настоящими кустарниками; расположение зоны кущения, в зависимости от чего кустарники разделяются на аэроксильные и геоксильные, а кустовидный подрост бывает только аэроксильный; морфологическое разнообразие крон кустовидного подроста превосходит кустарники; наличие торчков у кустовидного подроста; незавершенность цикла развития кустовидного подроста, отсутствие у него генеративного состояния.

Следовательно, угнетающее влияние взрослых древесных растений вызывает у подроста глубокие преобразования габитуса, в результате чего он приобретает кустовидную форму. Однако это сходство с кустовидной формой исчезает в случае изменения внешних условий в благоприятную сторону. Но при этом кустовидный подрост остается древесным растением; его габитус означает лишь временное изменение ювенильного растения, т. е. носит адаптивно-модификационный характер.

Возникновение кустовидного подроста в морфогенезе ювенильных древесных растений надо рассматривать как прогрессивное приспособление. Филогенетический возраст вида оказывает на эту способность заметное влияние: чем более филогенетически молодым является вид, тем отчетливее у него развивается кустовидная форма подроста (например, у *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*), появляется способность к образованию отводков. Фаза кустовидного подроста у менее продвинутых в эволюционном отношении видов древесных растений выражена отчетливо, но отводки у них образуются слабо или не возникают совсем (например, у *Betula pendula*, *Ulmus laevis*), а у наиболее древних древесных растений кустовидная форма подроста выражена слабо, отводки не образуются (*Pinus sylvestris*). Эти данные могут служить одним из звеньев в цепи фактов, подтверждающих возникновение кустарников из древесных растительных форм.

В процессе исторического развития древесных растений по мере похолодания климата жизненный цикл главной оси укорачивался, но зато спящие почки получили возможность сохраняться на этой оси все ниже, пока, наконец, не появилась способность к образованию пневой поросли (при повреждении или гибели главной оси) и к развитию взамен главного нескольких новых стволов. Таким образом, из одноствольного дерева возникли многоствольные низкоствольные деревья, а затем и кустарники (Шитт, 1952; Серебряков, 1962; Хохряков, 1975, и др.).

Значительная часть лесных насаждений имеет вегетативное происхождение. Эти лесные насаждения состоят из деревьев и кустарников, которые выросли из пневой и корневой поросли, из отводков и корневищ. Начало им дают спящие и придаточные почки (Пятницкий, 1963; Ляшенко, 1964; Мазуренко, Хохряков, 1977, и др.).

Спящие почки имеют большое значение в формообразовании кустовидного подроста. У него в количественном отношении и разнообразии строения спящие почки превосходят ростовые. Ими становятся все почки, располагающиеся в основании подроста, ветвей, годичных побегов; реже — те, которые находятся выше середины побегов; еще реже отмечено развитие всех пазушных почек, кроме верхушечной, в спящие.

Наибольшее количество спящих почек развивается в многолетнем основании, где они у подроста лиственных древесных растений сохраняются в течение всего морфогенеза, а у подроста хвойных — до 10-летнего возраста. Спящие почки на стволиках образуются редко, и живут они ограниченный срок. Количество спящих почек увеличивается в области отхождения от скелетных осей сильных боковых ветвей, но здесь их всегда меньше, чем в основании подроста.

Спящие почки ветвятся: чем хуже условия роста (до известного предела), тем сильнее они ветвятся. Наиболее интенсивно ветвятся почки, располагающиеся в основании подроста. Ветвление спящих почек приводит не только к увеличению их количества, но представляет собой защитное приспособление, при котором в случае гибели главной почки в ее основании развиваются почки второго и третьего порядков, выполняющие резервную функцию.

Соотношение между числом спящих почек и образовавшихся из них побегов носит приспособительный характер, сложившийся в процессе эволюционного развития древесных растений. Это соотношение отражает противоречие, возникающее между все возрастающим количеством спящих почек, потенциально способных прорастать в побеги, и сужением диапазона внешних условий, позволяющих реализовать эту способность.

Под пологом леса жизнеспособность кустовидного подроста зависит от количества спящих почек, заложившихся в многолетнем основании, от его побегообразовательной способности и способности образовывать отводки. С учетом этих факторов древесные растения по жизнеспособности кустовидного подроста располагаются в следующем убывающем порядке: *Tilia cordata*, *Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Ulmus laevis*, *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*.

На формирование ростовых почек, находящихся на побегах в верхней части подроста, неблагоприятно воздействует развивающаяся у растений корне-листовая недостаточность (Шитт, 1952; Казарян, 1969, и др.). Корневая недостаточность может обусловливаться расположением скальных пород, сложенных известняками и обладающих большой водопроницаемостью, недалеко от поверхности земли, хорошим развитием подлеска и травянистого покрова, вызывающих иссушение верхнего горизонта почвы, что отрицательно сказывается на росте корневой системы ювенильных древесных растений. Листовую недостаточность вызывает чрезмерная сомкнутость крон взрослых деревьев; недостаток света ведет к сокращению листовой поверхности подроста, ускоренному отмиранию листьев, что нередко дополняется бактериальными заболеваниями и повреждением их насекомыми-вредителями.

Корне-листовая недостаточность является причиной ослабления ветвления, сокращения прироста годичных побегов, уменьшения количества ростовых почек, уменьшения их емкости, отмирания верхушечной меристемы, что в конечном итоге вызывает гибель почек. Восстановление отмерших побегов и ветвей происходит вначале из спящих почек верхней зоны побегообразования, а затем — из нижней или сразу из нижней в случае отмирания спящих или ростовых почек верхней зоны. Циклическая смена органов подроста совершается неоднократно.

Выводы

1. Кустовидный подрост в жизненном цикле большинства древесных растений развивается только при чрезмерной сомкнутости древостоя. В разреженном древостое он не образуется.

2. Кустовидный подрост в сущности своей остается древесным растением. Это проявляется прежде всего в том, что: главная ось, претерпев ряд видоизменений, сохраняется в редуцированном состоянии в течение всей жизни подроста; кущение осуществляется только надземно (аэроксильно); при улучшении условий существования одна из скелетных ветвей становится лидерной; смена скелетных ветвей происходит нерегулярно.

3. Биоморфологические черты кустовидного подроста обнаруживаются в многообразных морфологических признаках и свойствах вегетативных органов. Эти признаки и свойства не остаются постоянными, а находятся в состоянии изменения в течение его формирования, образуя целостную приспособительную структуру растений, сложившуюся исторически в определенных условиях существования.

4. Форма дерева тем совершеннее, чем больше элементов участвуют в ее создании, чем гармоничнее выступает коррелятивная взаимосвязь всех его частей и органов. Формообразование кустовидного подроста определяется соотношением роста главной оси и боковых ветвей; количеством и структурными особенностями скелетообразующих ветвей, отходящих от основания подроста; формированием корневищеподобных ветвей.

5. Все изученные ювенильные древесные растения характеризуются общим габитуальным признаком — кустовидностью. Наряду с этим не только разные виды, но представители одного и того же вида отличаются полиморфностью своего габитуса, возникшего в результате взаимодействия эколого-фитоценотических условий и их наследственных особенностей.

ЛИТЕРАТУРА

Асосков А. И. (1931). Порослевая способность наших древесных пород. В кн.: Исследования по лесоводству. М. — Белостоков Г. П. (1974). Морфологическая структура кустовидного подроста *Quercus pedunculata* Ehrh. Бот. ж., 59, 4. — Белостоков Г. П. (1976). Морфогенез кустовидного подроста клена остролистного (*Acer platanoides* L.). Биол. науки, 3. — Белостоков Г. П. (1977). Морфогенез кущовидного підросту в''яза гладкого (*Ulmus laevis* Pall.). Дос. бот. науки

на Україні, Київ. — Белостоков Г. П. (1978а). Морфогенез кустовидного подроста сосны обыкновенной. Бюл. МОИП, отд. биол., 83, 1. — Белостоков Г. П. (1978б). Морфогенез кустовидного подроста березы повислой (*Betula pendula* Roth). Лесоведение, 4. — Гурский А. В. (1957). Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. — Гусева Е. И. (1944). Биология мандарина Уншиу и основы его обрезки. Докт. дис. М. — Дылис Н. В. (1947). Сибирская лиственница. Запрягаева В. И. (1951). Корневая система туркестанского клена. Сообщ. Тадж. филиала АН СССР, 31. — Иванова Н. Е. (1953). Рост дубовых молодняков на темно-серых лесных суглинистых почвах нагорных дубрав лесостепи. — Иващенко А. И. (1939). Влияние лесного полога на рост пробкового дуба. Лесн. хоз., 5. — Казарян В. О. (1969). Старение высших растений. — Казарян В. О., А. Г. Гаспарян (1970). О причинах раннего прекращения роста и старения центральной оси у кустарников. Бюлл. МОИП, отд. биол., 75, 1. — Карпов В. Г. (1956). О некоторых физиологических особенностях сеянцев дуба в условиях корневой конкуренции. Бот. ж., 41, 9. — Карпов В. Г. (1960). Основные итоги экспериментальных исследований взаимоотношений между растениями в лесах средней тайги. Бот. ж., 45, 2. — Карпов В. Г. (1969). Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. — Коровин Е. П. (1961—1962). Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Изд. 2, т. 1—2. — Кравчинский Д. (1905). По вопросу хозяйства в еловых и лиственных лесах северной и средней России. Лесн. ж., 3. — Лучник З. И. (1960). Обрезка кустарников. — Ляшенко Н. И. (1964). Биология спящих почек. — Мазуренко М. Т., А. П. Хохряков (1977). Структура и морфогенез кустарников. — Нухимовский Е. Л. (1968). О каудексе растений. Реф. докл. Всесоюзн. межвуз. конф. по морф. раст. — Нухимовский Е. Л. (1969а). О термине и понятии «каудекс». Сообщ. 2. Современное состояние вопроса. Вестн. МГУ, биолог. и почвовед., сер. 6, 1. — Нухимовский Е. Л. (1969б). О термине и понятии «каудекс». Сообщ. 3. Многообразие каудексов и отличие их от других структурных образований. Вест. МГУ, биолог. и почвовед., сер. 6, 2. — Пятницкий С. С. (1949). Самосев дуба в качестве посадочного материала. Лес и степь, 1. — Пятницкий С. С. (1963). Спящие и придаточные почки. Корневые зачатки. В кн.: Вегетативный лес. М. — Серебряков И. Г. (1954). О морфогенезе жизненной формы дерева у лесных пород средней полосы Европейской части СССР. Бюлл. МОИП., отд. биол., 59, 1. — Серебряков И. Г. (1955). Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюлл. МОИП., отд. биол., 60, 3 — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Серебряков И. Г., Т. И. Серебрякова. (1967). Экологическая морфология высших растений в СССР. Бот. ж., 52, 10. — Соловьев К. П. (1954). О некоторых взаимоотношениях сосны и дуба в лесостепных районах Европейской части СССР (Воронежский заповедник). Бюлл. МОИП., отд. биол., 59, 5. — Тальман П. Н. (1952). Самоизреживание, стадийность и фазы развития древостоев. — Хохряков А. П. (1975). Закономерности эволюции растений. — Шалыт М. С. (1950). Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. Ч. 1. Тр. БИН СССР, сер. 3 (геобот.), 6. — Шалыт М. С. (1952). Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. Ч. 2. Тр. БИН СССР, 8. — Шитт П. Г. (1952). Биологические основы агротехники плодоводства. — Шитт П. Г., З. А. Метлицкий. (1940). Плодоводство. — Юницкий А. А. (1927). О возобновлении дуба торчками. Лесоведение и лесоводство, 4. — Якшина А. М. (1965). Состояние подроста дуба под пологом леса в связи с балансом органического вещества. Бот. ж., 50, 6. — Яхонтов И. А. (1909). Развитие соснового подроста под пологом старых насаждений. Тр. по лесн. опыт. делу, 20. —
Huber B. (1926). Ökologische Probleme der Baumkrone. Planta, Bd. 2, H. 4—5. — Iost L. (1936). Baum und Wald. Berlin. — Kihlmann A. (1890). Die Pflanzenbiologische Studien aus Russische Lappland. Acta Soc. Fauna u. Flora Fennica, 6. — Lundegardh H. (1916). Physiologische Studien über die Baumarchitektonik. Kung. Svenska Vetensk. Akad. Handlinger, N. F., 56, 3. — Münch E. (1938). Untersuchungen über die Harmonie der Baumgestalt. Jahrb. f. Wiss. Bot., Bd. 86.

Симферопольский государственный университет. Получено 13 IX 1977.

УДК 631.8 : 581.43 : 582.475.2

М. А. Абражко, Г. П. Меньшикова

ВЛИЯНИЕ АЗОТНЫХ УДОБРЕНИЙ НА СОДЕРЖАНИЕ АЗОТА В ТОНКИХ КОРНЯХ ЕЛИ

M. A. ABRAZHKO, G. P. MENSHIKOVA. INFLUENCE OF NITRIC FERTILIZERS ON THE NITROGEN CONCENTRATION IN THE THIN ROOTS OF SPRUCE

В условиях полевого эксперимента установлено, что корневая система ели активно реагирует на внесение азотных удобрений. С улучшением азотного режима почв возрастает содержание азота как в корнях, так и в хвое. Содержание этого элемента в корнях диаметром тоньше 0.6 мм, как правило, выше чем в хвое.

До настоящего времени опубликовано немного работ о реакции корней на изменение азотного питания в естественных условиях. Оценка и интерпретация результатов таких работ строятся на анализе реакций надземных органов деревьев на улучшение условий азотного питания, в основном на учете прироста древесины, динамики роста верхушечного побега, содержания минеральных веществ в хвое и т. д. Реакция физиологически активной части корневой системы ели на улучшение азотного питания в условиях избыточного увлажнения и недостаточной аэрации почвы остается практически неизученной.

Нами предпринята попытка проследить изменения содержания азота в тонких корнях ели *Picea abies* (L.) Karst. с улучшением азотного режима в условиях неблагоприятной аэрации почвы в низкопродуктивных сообществах ельника сфагново-черничного (Piceetum sphagnoso-myrtillosum).

ТАБЛИЦА 1

Число дней затопления верховодкой различных слоев почвы *

Глубина, см	1976 г.		1977 г.	
	число дней	процент от общего числа дней наблюдений	число дней	процент от общего числа дней наблюдений
5	4	2.7	3	2.0
10	45	30.6	33	22.4
20	120	81.6	135	91.8
30	133	90.5	147	100.0

* Период наблюдения с 21 V по 15 X.

Настоящая работа является составной частью общей программы комплексных исследований структуры и функций сообществ еловых лесов, проводимых Лабораторией экспериментальной фитоценологии БИН АН СССР в Центральном лесном государственном заповеднике МСХ СССР (Калининская обл.).

Древостой на экспериментальном участке имеет состав $9Е_{110}1Б_{80}$, средняя высота — 19.3 м, средний диаметр — 17.8 см. Древостой относится к IV классу бонитета, запас древесины составляет 300 м^3/га. Подлесок отсутствует. В составе кустарничкового яруса доминирует черника *Vaccinium myrtillus* L. Ярус мхов в сообществах этого типа хорошо развит и представлен в основном сфагновыми мхами.

Почва классифицируется как торфянисто-подзолистая глееватая.

Участок размещается в понижениях мезорельефа с замедленным оттоком почвенно-грунтовых вод. Продолжительность затопления верховодкой толщи почвы на глубине 20 см составляет 82—92, а на глубине 30 см — 91—100% от общего числа дней наблюдений (табл. 1).

На мощность корнеобитаемой толщи почвы, рост и жизнедеятельность корней оказывают воздействие сильно меняющиеся неблагоприятные условия, связанные с подтоплением водами с низкой концентрацией кислорода, что усугубляется дефицитом усвояемых форм азота и некоторых зольных элементов.

Азотные удобрения в виде аммиачной селитры вносились поверхностно дважды за сезон (май, июль). Опыты проводились ежегодно с 1972 г.

Норма внесения удобрений — 200 кг действующего начала на 1 га за вегетационный период.

Основная масса корней ели в изученных сообществах сосредоточена в слое 0—17 см (Абражко, 1973), поэтому корни на химический анализ брались до глубины 20 см.

Определение содержания азота в корнях по методу Кьельдаля (Аринушкина, 1970) проводилось в сезонной динамике в 1976—1977 гг. Корни на химический анализ брались 28—30 числа каждого месяца из 10—12 монолитов площадью 19.6 см^2. Отобранные корневые окончания ополаскивались водой, плохо отмытые частички почвы выбирались под бинокулярной лупой. Морфологически корневые окончания представляют собой разветвления корешков последних порядков, которыми заканчиваются корни; были включены как сосущие, так и ростовые корни. Эти окончания наиболее активны и выполняют функции поглощения и проведения веществ. Содержание азота определялось в фракциях корней диаметром тоньше 0.6, 0.6—1.0, 1.0—5.0 и 5.0—10.0 мм. Особый интерес представляет фракция корней диаметром тоньше 0.6 мм, так как сюда вошли все сосущие и активные корни.

Следует отметить, однако, что в литературе имеется немного сведений о содержании азота в тонких корнях древесных пород. Сосущие корни древесных пород на содержание азота и зольных элементов не анализируются. Такой анализ связан с техническими трудностями при отборе большого количества сосущих окончаний корней под микроскопом. Чаще всего приводятся данные о концентрации азота и зольных элементов в корнях диаметром тоньше 2—3 мм (Паршевников, 1962; Казимиров, Морозова, 1973). Имеются также данные о том, что при внесении в почву извести и NPK наблюдалось повышение концентрации не только азота, но и микроэлементов в корнях деревьев диаметром тоньше 3 мм (Safford, 1974). О положительном влиянии азота на развитие и увеличение массы тонких корней сказано в работах ряда исследователей (White et al., 1971; Safford, 1974; Тен, 1975; Судницина, 1976; Нестерович и др., 1977, и др.). Показательно, что с улучшением азотного питания и увеличением количества сосущих корней повышается и прирост древесины. Так, радиальный прирост у деревьев на удобренном участке повысился на 27—65% (Буяк, 1975).

Нашими исследованиями установлено, что при внесении азотных удобрений в почву вес фракций тонких корней возрос примерно в 1.5 раза (Абражко, 1977).

Таким образом, концентрация азота в корнях может рассматриваться как один из важных показателей обеспеченности ели этим элементом.

Улучшение режима азотного питания способствовало заметному увеличению содержания азота как в хвое, так и в корнях ели (табл. 2). В корнях диаметром тоньше 0.6 мм концентрация этого элемента возросла по сравнению с контролем в среднем от 1.00 до 1.34%, в фракции корней диаметром 0.6—1.0 мм — от 0.74 до 1.07, в корнях диаметром 1.0—5.0 и 5.0—10.0 мм — соответственно от 0.43 до 0.82 и от 0.33 до 0.53%.

Содержание азота в корнях по фракциям резко отличается: концентрация этого элемента в корнях диаметром тоньше 0.6 мм в 2—3 раза выше, чем в корнях фракции 5.0—10.0 мм. Это объясняется тем, что во фракцию корней диаметром тоньше 0.6 мм вошли все сосущие и активные корни. Очевидно, обеспечение азотом более важных в физиологическом отношении всасывающих корней осуществляется в большей степени, чем проводящей части корневых систем.

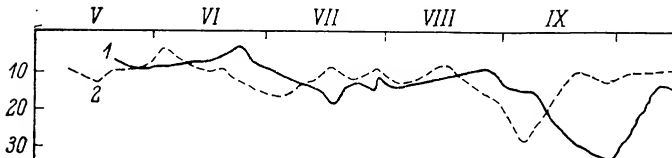
Показательно, что концентрация азота в корнях ели как на контрольном участке, так и в варианте с улучшением азотного режима почв в основном выше, чем в хвое. Исключение составляет июнь 1976 г., когда содержание азота в хвое в варианте с внесением удобрений было значительно выше, чем в корнях. Такая закономерность, видимо, связана с основными функциями корней ели и в первую очередь с нормальной жизнедеятельностью всасывающего аппарата и такими важными процессами, как по-

ТАБЛИЦА 2

Содержание азота в хвое и корнях (% на абсолютно сухой вес)

Вариант опыта	Глубина слоя, см	Исследуемый материал	Май	Июнь		Июль		Август		Сентябрь	
			1977 г.	1976 г.	1977 г.	1976 г.	1977 г.	1976 г.	1977 г.	1976 г.	1977 г.
Контроль	—	Хвоя									
		1 года	—	0.90	—	0.78	—	—	—	0.74	0.49
		2 года	—	0.87	—	0.69	—	—	—	1.41	0.69
	0—10	Корни									
		<0.6 мм	0.97	1.12	0.88	1.22	0.91	0.94	0.88	0.91	0.88
		0.6—1.0 мм	—	0.80	0.36	0.72	0.32	0.78	0.36	0.73	0.68
		1—5.0 мм	—	—	0.52	—	0.24	—	0.30	—	0.47
		5—10.0 мм	—	—	0.31	—	—	—	—	—	0.28
	10—20	Корни									
		<0.6 мм	1.20	0.69	1.14	0.98	—	1.26	1.00	1.25	0.79
		0.6—1.0 мм	0.82	0.69	1.12	0.74	0.60	0.93	—	0.96	1.28
		1—5.0 мм	0.64	—	0.50	—	—	—	0.51	—	0.39
		5—10.0 мм	—	—	0.40	—	—	—	0.34	—	—
С внесением азотных удобрений	—	Хвоя									
		1 года	—	2.02	—	1.01	—	—	—	1.37	0.72
		2 года	—	1.53	—	1.27	—	—	—	1.85	0.92
	0—10	Корни									
		<0.6 мм	—	1.14	1.21	2.10	1.27	1.40	1.33	—	1.38
		0.6—1.0 мм	1.06	1.02	1.13	1.10	0.98	—	0.79	1.00	0.52
		1.0—5.0	—	—	0.84	—	0.87	—	0.68	—	0.75
		5.0—10.0 мм	—	—	0.61	—	0.46	—	0.45	—	0.54
	10—20	Корни									
		<0.6 мм	—	1.25	1.23	1.47	1.21	1.55	0.75	2.04	1.20
		0.6—1.0 мм	1.85	0.94	1.42	0.90	0.86	1.07	0.87	1.62	1.04
		1.0—5.0 мм	0.78	—	1.32	—	0.83	—	0.58	—	0.79
		5.0—10.0 мм	—	—	—	—	0.52	—	0.53	—	0.59

П р и м е ч а н и е. Прочерк в таблице означает, что определение содержания азота не проводилось.



Уровень почвенно-грунтовых вод на исследуемом участке.

По оси абсцисс — месяцы, *по оси ординат* — глубина слоя, см. *1* — 1976 г., *2* — 1977 г.

глощение питательных веществ и синтез белковых соединений (Сабинин, 1955).

Снижение содержания азота в корнях и хвое в 1977 г. обусловлено, по-видимому, неблагоприятными погодными условиями вегетационного периода этого года: корнеобитаемый слой почвы периодически подтапливался как в 1976, так и в 1977 г. (см. рисунок). Интересно, что несмотря на то что корнеобитаемый слой почвы 10—20 см был затоплен сильнее, чем верхний корнеобитаемый горизонт, содержание азота в корнях здесь иногда было выше, чем в корнях верхнего слоя.

Полученные данные свидетельствуют о существовании связи между содержанием азота в тонких корнях и хвое. При этом содержание азота в корнях диаметром тоньше 0.6 мм выше, чем в хвое.

В условиях избыточного увлажнения и недостаточной аэрации почв улучшение азотного питания способствует лучшему снабжению азотом корней, ассимиляционного аппарата и увеличению прироста древесины ели.

ЛИТЕРАТУРА

Абражко М. А. (1973). Закономерности распределения и фракционный состав биомассы подземных частей. В кн.: Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л. — Абражко М. А. (1977). Влияние азотных удобрений на изменение массы тонких корней ели и содержание в них азота. Лесоведение, 4. — Аринушкина Е. В. (1970). Руководство по химическому анализу почв. — Буяк А. В. (1975). О факторах, определяющих прирост древесины в ельниках сфагново-черничных (Piceetum sphagnoso-myrtillosum). Бот. ж., 60, 9. — Казимиров Н. И., Р. М. Морозова. (1973). Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. — Нестерович М. Д., Л. И. Рахтеенко, В. В. Савельев, У. С. Пискунов. (1977). Нарастание тонких и физиологически активных корней сосны под влиянием различных видов минеральных удобрений. Изв. АН БССР, 4. — Паршевников А. Л. (1962). Круговорот азота и зольных элементов в связи со сменой пород в лесах средней тайги. Тр. Инст. леса и древесины СО АН СССР, 52. — Сабинин Д. А. (1955). Физиологические основы питания растений. — Судницина Т. Н. (1976). Влияние удобрений на рост сосновых культур. Лесоведение, 2. — Тен А. Г. (1975). Роль азота в формировании и продуктивности степной растительности Северного Казахстана. Тез. докл. XII МБК. Л. — Safford L. O. (1974). Effect of fertilization on biomass and nutrient content of pine roots in a beech-birch-maple stand. Plant and Soil, 40, 2. — White E. H., W. L. Prtichett, W. K. Robertson (1971). Slash pine root biomass and nutrient concentrations. Forest Biomass Stud. Orono.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 V 1979.

УДК 582.998 (571.6)

Т. М. Беляева, Э. В. Бойко

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЕМЯНОК ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ *LACTUCA* S. L. (*ASTERACEAE*) В СВЯЗИ С ИХ СИСТЕМАТИКОЙ

T. M. BELIAEVA, E. V. BOYKO. MORPHOLOGO-ANATOMICAL STRUCTURE OF THE ACHENES OF THE FAR EAST SPECIES OF *LACTUCA* S. L. (*ASTERACEAE*) IN RELATION TO THEIR SYSTEMATICS

Изучено морфолого-анатомическое строение семянок 13 дальневосточных видов, относящихся к 4 родам: *Lactuca* L., *Ixeridium* (A. Gray) Tzvel., *Paraixeris* Nakai, *Chorisis* DC. Род *Lactuca* представлен на Дальнем Востоке 7 видами, относящимися к 3 подродам. Роды *Ixeridium* и *Paraixeris* близки между собой и могут быть объединены в один род с приоритетным названием *Paraixeris*. Специфичность морфолого-анатомического строения семянок подтверждает самостоятельность рода *Chorisis*.

Род *Lactuca* L. насчитывает около 100—150 видов, бо́льшая часть которых распространена в Азии, Средиземноморье и тропической Африке. Относительно таксономии дальневосточных представителей рода среди ботаников нет единого мнения. Так, К. И. Максимович (Maximowicz, 1859) и Э. Л. Регель (Regel, 1861) на Дальнем Востоке, кроме рода *Lactuca*, признают самостоятельность родов *Mulgedium* Cass., *Youngia* Cass., *Ixeris* Cass. Этой же точки зрения придерживаются Макино (Makino, 1940), Накаи (Nakai, 1952), Ови (Ohwi, 1965). Во флористических работах по советскому Дальнему Востоку (Комаров, 1907; Комаров, Клобукова-Алисова, 1932; Воробьев и др., 1966; Ворошилов, 1966) объем рода понимается в широком смысле (s. l.), т. е. без выделения *Ixeris*, *Youngia*. Во «Флоре СССР» (Кирпичников, 1964; Цвелев, 1964) дальневосточные представители рода *Lactuca* s. l. отнесены к 4 родам: *Lactuca* L., *Ixeridium* (A. Gray) Tzvel., *Paraixeris* Nakai, *Chorisis* DC.

В таксономии сложноцветных строение семянок служит важным диагностическим признаком. Морфологическое строение семянок широко использовалось в таксономии латуков (Maximowicz, 1859; Комаров, 1907). Применение данных анатомического строения околоплодника в систематике латуков в литературе не обнаружено, хотя такие материалы при изучении *Asteraceae* широко используются для установления границ таксонов и их филогенетических связей (Lavialle, 1912; Александров, Савченко, 1951; Мурадян, 1967, 1968; Ханджян, 1975).

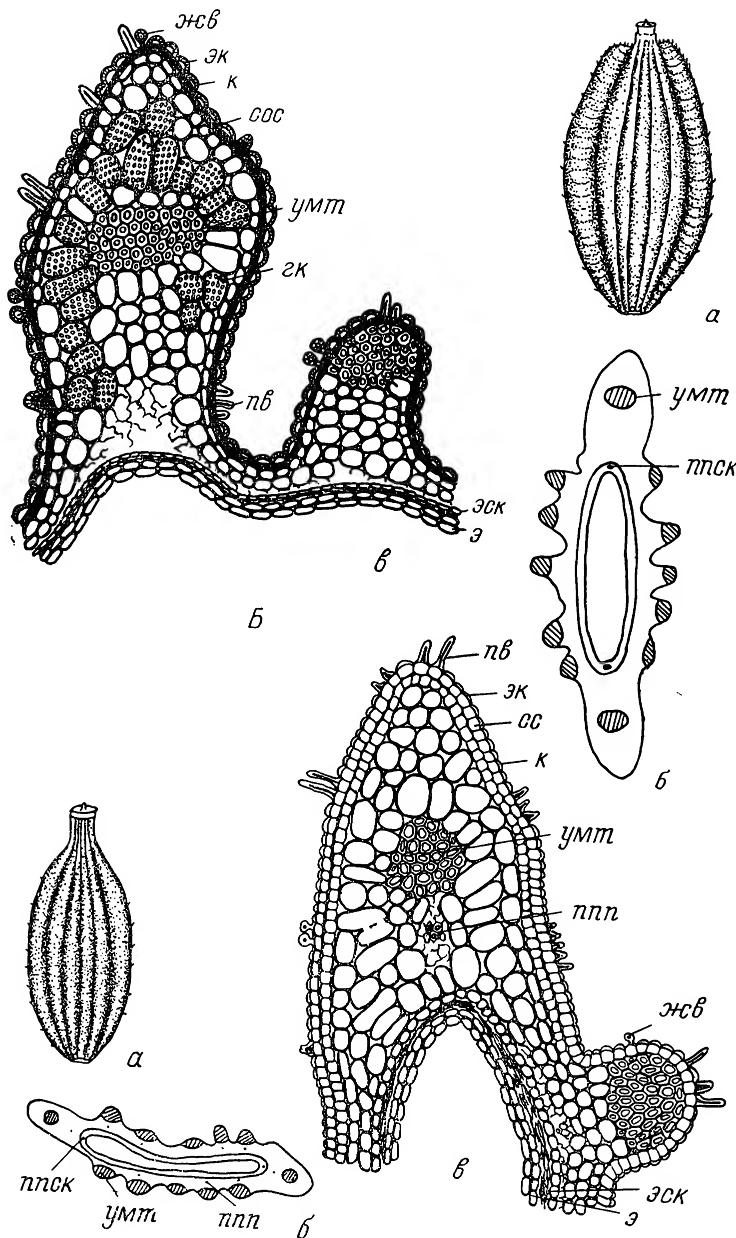
Задачей нашей работы является таксономическое изучение дальневосточных *Lactuca* s. l. на основании морфологических и анатомических признаков строения семянок.

Материалом для исследования служили семянки растений, собранных нами во время экспедиционных работ 1975—1977 гг. Использованы также сборы, хранящиеся в лаборатории хемотаксономии растений Тихоокеанского института биоорганической химии ДВНЦ АН СССР и на кафедре ботаники Дальневосточного государственного университета.

При изучении морфологического строения семянок особое внимание мы обращаем на следующие признаки: форму, цвет, ребристость, переход верхушки семянки в носик, размер и форму носика.

Анатомия плодовой и семенной оболочек исследовалась на поперечных срезах из средней части зрелых семянок. Сухие семянки предварительно размачивали в смеси спирта, воды и глицерина (1 : 1 : 1), а затем делали срезы от руки безопасной бритвой. Срезы окрашивали метиленовым синим и готовили временные препараты.

Исследуемая нами группа растений имеет хорошо развитый перикарпий. Клетки семенной кожуры большей частью облитерированы, и при созревании семянок хорошо сохраняется только эпидерма. Строение семенной кожуры дальневосточных видов рода *Lactuca* s. l. довольно однотипно, незначительные различия обнаружены лишь по форме и раз-



Семянки видов *Lactuca raddeana* Maxim. (*А*), *L. sibirica* (L.) Benth. ex Maxim. (*Б*), *L. serriola* Torner (*В*), *Paraixeris denticulata* (Houtt.) Nakai (*Г*), *Ixeridium gramineum* (Fisch.) Tzvel. (*Д*) и *Chorisis repens* DC. (*Е*).

а — общий вид, *б* — схема поперечного среза, *в* — поперечный срез семянки (детальное строение). *к* — кутикула, *эк* — эпидермальные клетки, *пв* — простые волоски, *жв* — железистые волоски, *сс* — субэпидермальный слой, *сос* — субэпидермальный окрашенный слой, *умт* — участок механической ткани, *гк* — гидроцитные клетки, *ппп* — проводящий пучок перикарпия, *ппск* — проводящий пучок семенной кожуры, *эск* — эпидерма семенной кожуры, *э* — эндосперм.

мерам клеток эпидермы. При изучении анатомического строения семянок исследуемой группы видов мы рассматривали строение и перикарпия, и семенной кожуры, но основное внимание обращалось на строение перикарпия.

В результате исследования анатомического строения плодов дальневосточных видов рода *Lactuca* s. l. нами установлены следующие диагностические признаки, наиболее характерные для данной группы видов:

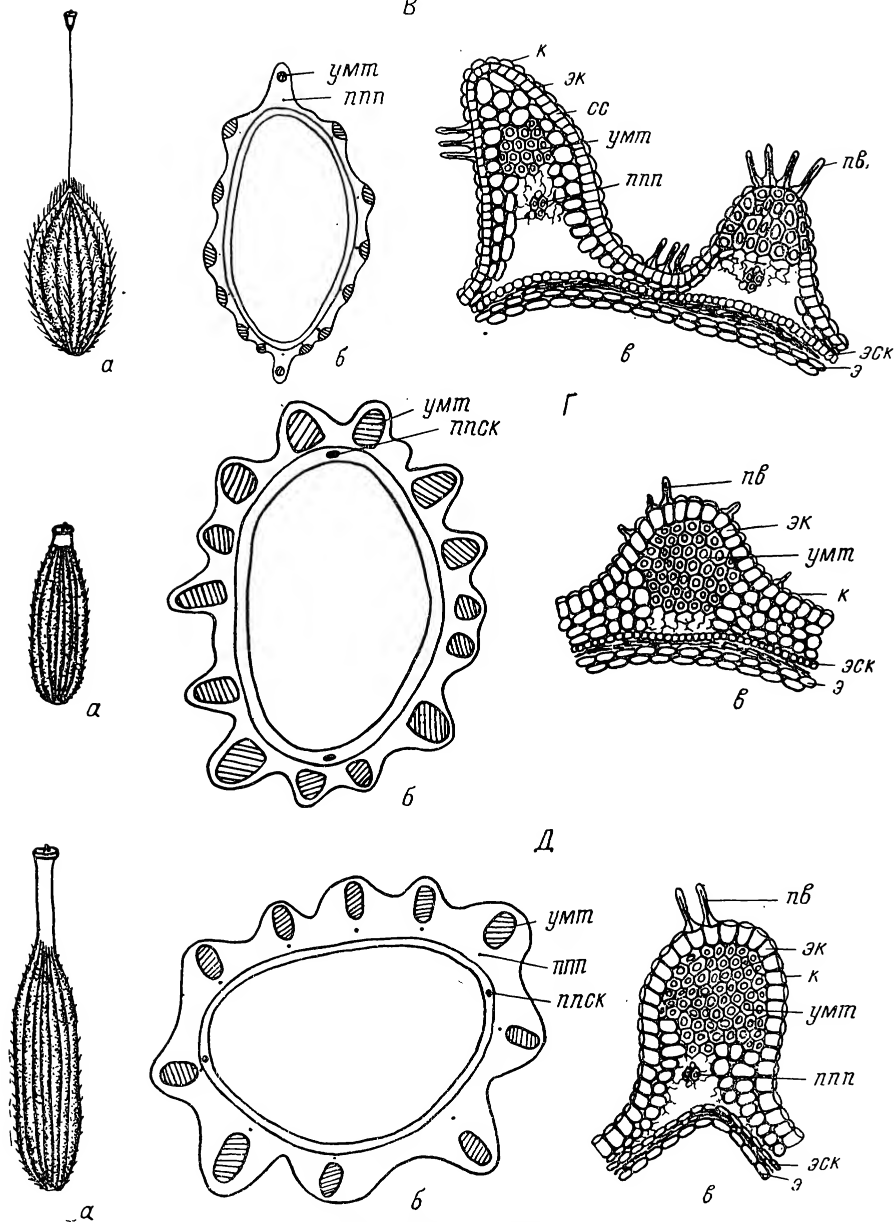


Рис. (*продолжение*),

1 — количество ребер у семянок и степень их выраженности; 2 — количество слоев клеток перикарпия в ребрах и межреберных участках на поперечных срезах; 3 — строение эпидермальных клеток перикарпия; 4 — содержание окрашенного вещества в субэпидермальном слое; 5 — наличие гидроцитной ткани; 6 — присутствие сосудистых пучков в зрелом перикарпии; 7 — волоски на поверхности семянок и их строение.

На основании перечисленных признаков морфологического и анатомического строения семянок изучаемые нами дальневосточные виды рода *Lactuca* s. l. можно отнести к трем группам.

В первую группу входят *Lactuca sativa* L., *L. serriola* Torner, *L. sibirica* (L.) Benth. ex Maxim., *L. tatarica* (L.) C. A. Mey., *L. indica* L., *L. raddeana* Maxim., *L. triangulata* Maxim. Для видов данной группы характерны уплощенные семянки с двумя боковыми крыловидными ребрами.

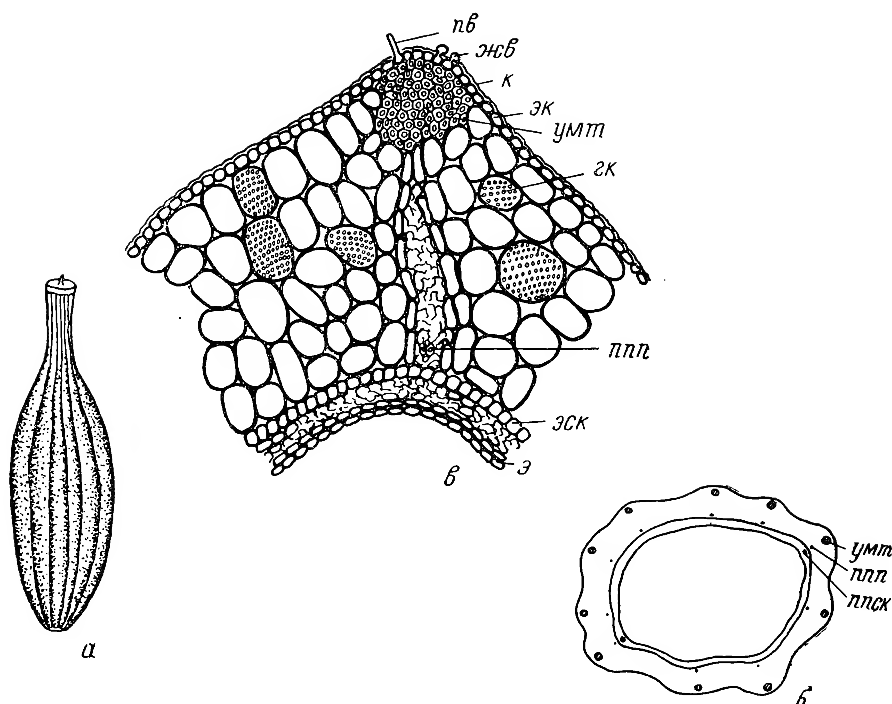


Рис. *(продолжение).*

Верхушка семянки резко переходит в носик, или он отсутствует совсем. Паренхима перикарпия в ребрах хорошо развита, ее клетки крупные, тонкостенные. В межреберных участках паренхимные клетки более мелкие и в зрелой семянке их сохраняется 2—3 слоя. Несмотря на общность строения, в данной группе четко прослеживается деление на подроды. У представителей подрода *Pterachaenium* (Kitam.) Kirp., который объединяет *L. indica*, *L. triangulata*, *L. raddeana* (см. рисунок, *А*), семянки плоские почти черные, продолговато-эллиптические, с одним или немногими продольными ребрышками. Верхушка семянок оттянута в небольшую коническую шейку с очень коротким носиком 0.1—0.5 (1) мм длины. У видов данного подрода под эпидермой находится темный слой. Эпидермальные клетки на поперечном срезе чечевицевидной формы с сильно утолщенной наружной стенкой, имеющей слоистую структуру. Семянки имеют наряду с простыми 1—2-клеточными волосками 1—2-клеточные головчатые железистые волоски на 1-клеточной ножке. В перикарпии развита гидроцитная ткань.

Виды подрода *Mulgedium* (Cass.) Kirp. — *L. tatarica* и *L. sibirica* (см. рисунок, *Б*) — близки к представителям предыдущего подрода. Семянки слегка уплощенные, коричневые, обычно с многочисленными ребрышками. Боковые крыловидные ребра выражены слабее, чем у видов подрода *Pterachaenium*. Верхушка семянок отттянута в более или менее заметную шейку. В некоторых случаях шейка совсем отсутствует и верхушка семянки непосредственно переходит в диск, несущий хохолок. Красящее вещество в гиподермальном слое отсутствует.

Семянки *L. sativa* и *L. serriola* (см. рисунок, *В*), относящихся к подроду *Lactuca*, уплощенные, узкие, обратнояйцевидные, с многочисленными ребрышками. Верхушка семянки переходит в тонкий носик, в 1.5—2 раза превышающий длину семянки. Гидроцитная ткань в околоплоднике отсутствует. Механическая ткань занимает бо́льшую часть всех ребер у *L. sativa* и мелких ребер у *L. serriola*. В боковых крыловидных

ребрах у *L. serriola* хорошо развита паренхимная ткань, но ее клетки мелкие, тонкостенные.

Ко второй группе относятся дальневосточные виды рода *Paraixeris*: *P. serotina* (Maxim.) Tzvel., *P. saxatilis* (Baran.) Tzvel., *P. denticulata* (Houtt.) Nakai (см. рисунок, *Г*) и виды рода *Ixeridium*: *I. gramineum* (Fisch.) Tzvel. (*Д*) и *I. dentatum* (Thunb.) Tzvel. Семянки цилиндрической формы, суженные к основанию, а на вершине постепенно переходящие в носик, равный $^1/_4$—$^1/_2$ длины семянки. Продольные ребра многочисленные. Перикарпий в ребрах состоит из эпидермы и механических клеток, а в межреберных участках — из 1—3 слоев паренхимных клеток. Гидроцитная ткань отсутствует. Сосудистые пучки обнаружены только у *I. gramineum* в каждом ребре (см. рисунок, *Д*). Признаки строения семянок, по которым можно было бы разделить роды *Ixeridium* и *Paraixeris*, нами не найдены.

К третьей группе относится монотипный род *Chorisis* с единственным видом *Ch. repens* DC. (см. рисунок, *Е*). Семянки *Ch. repens* имеют слабо выраженные ребра, толстую оболочку, представленную в межреберных участках 5—8 слоями крупных тонкостенных паренхимных клеток, в ребрах количество слоев их незначительно больше. Небольшие участки механической ткани состоят из мелких клеток и находятся на самой вершине ребра. В перикарпии развита гидроцитная ткань. Форма семянок и постепенный переход верхушки семянки в носик сближают *Ch. repens* с видами второй группы, а по наличию гидроцитной ткани и крупным паренхимным клеткам *Ch. repens* сходен с видами рода *Lactuca*.

Таким образом, анатомо-карпологические данные подтверждают мнение ряда авторов (Maximowicz, 1859; Regel, 1861; Makino, 1940; Nakai, 1952; Кирпичников, 1964; Цвелев, 1964; Ohwi, 1965) о том, что дальневосточные латуки являются неоднородной группой. Род *Lactuca* s. str. представлен на Дальнем Востоке 7 видами, относящимися к 3 подродам. Анализ морфологической и анатомической структур семянок показал, что виды родов *Ixeridium* и *Paraixeris* очень сходны между собой. По строению семянок различия между этими родами менее значительны, чем различия между подродами рода *Lactuca*. Мы считаем, что роды *Ixeridium* и *Paraixeris* следует объединить в один род, присвоив ему приоритетное название *Paraixeris*, в котором виды, относимые к *Ixeridium* и *Paraixeris*, можно выделить в качестве секций. Морфолого-карпологические данные подтверждают самостоятельность рода *Chorisis*.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., М. И. Савченко. (1951). Об особенностях истории развития плода и семени в семействе сложноцветных. Тр. БИН АН СССР, VII, 2. — Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, А. И. Шретер. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Кирпичников М. Э. (1964). Род *Lactuca* L. В кн.: Флора СССР, 29. — Комаров В. Л. (1907). Флора Маньчжурии, III. Тр. СПб. бот. сада, 25. — Комаров В. Л., Е. Н. Клобукова-Алисова. (1932). Определитель растений Дальневосточного края, II. Л. — (Максимович К. И.) Maximowicz. (1859). Primitiae Florae Amurensis. Mém. Pres. Acad. Sci. St.-Pétersb., 9. — Мурадян Л. Г. (1967). Анатомическое строение семянок некоторых представителей подтрибы *Chrysantheminae* (*Asteraceae*). Биол. ж. Армении, 20, 10. — Мурадян Л. Г. (1968). Анатомия плода представителей родов *Cancrinia*, *Dendranthema*, *Spatipappus*, *Trichanthemis* в связи с их систематикой. Биол. ж. Армении, 21, 10. — (Регель Э. Л.) Regel. (1861). Tentamen Florae Ussuriensis. Mém. Acad. St.-Pétersb., 7, 4, 1. — Ханджян Н. С. (1975). Карполого-анатомические данные к систематике кавказских видов *Tripleurospermum* Sch. Bip. Биол. ж. Армении, 28, 6. — Цвелев Н. Н. (1964). Роды *Paraixeris* Nakai, *Chorisis* DC., *Ixeridium* (A. Gray) Tzvel. В кн.: Флора СССР, 29. — Lavialle P. (1912). Recherches sur le développement de l'ovaire en fruit chez Composées. Ann. Sci. Nat. Bot., 9, 15. — Makino T. (1940). Illustrated Flora of Nippon. — Nakai T. (1952). Synoptical Sketch of Korean Flora. Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 31. — Ohwi J. (1965). Flora of Japan. Washington.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 27 XI 1978.

УДК 005 (571.651)

А. Е. Катенин

АМЕРИКАНСКИЕ ВИДЫ *POPULUS BALSAMIFERA* L. (*SALICACEAE*) И *VIBURNUM EDULE* (MICHX.) RAFIN. (*CAPRIFOLIACEAE*) НА ЮГО-ВОСТОКЕ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

A. E. KATENIN. AMERICAN SPECIES *POPULUS BALSAMIFERA* L. (*SALICACEAE*) AND *VIBURNUM EDULE* (MICHX.) RAFIN. (*CAPRIFOLIACEAE*) IN THE SOUTH-EASTERN PART OF CHUKOTKA PENINSULA

Найдены новые для флоры СССР американские виды — *Populus balsamifera* L. и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. Дается характеристика условий их местообитания и сообществ, в которых они растут. Высказывается гипотеза о путях и времени попадания этих видов — вероятно, позднеплейстоценовых реликтов — с Американского континента на Чукотку. Учитывая богатство флоры бореальными видами и интразональный характер растительности места находки этих видов тополя и калины, ставится вопрос об организации там заказника.

Летом 1978 г., во время геоботанического обследования северо-западного побережья Пенкигнейской бухты в районе устья р. Песцовой, были найдены не известные ранее на Чукотском п-ове растения — тополь и калина. Собранные образцы были определены Б. А. Юрцевым (тополь — при участии Р. В. Камелина);[1] при этом оказалось, что мы имеем дело с новыми для Евразии американскими бореальными видами — *Populus balsamifera* L. и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. Ближайшие их местонахождения — на п-ове Сьюард (Аляска) в окрестностях пос. Ном (рис. 1) (Viereck, Little, 1972, 1975).

Populus balsamifera L. — тополь бальзамический (т. б.) — растение внутриматериковых лесов, избегающее морских побережий. Это — быстрорастущее дерево, достигающее на Аляске 9—15 (30) м выс., с прямым стволом 10—30 (60) см в диам. Т. б. цветет в мае—июне до распускания листьев, семена созревают в июле. В Северной Америке он распространен от Аляски до о. Ньюфаундленд, на юг — до штатов Западная Виргиния, Индиана и Айова. На Аляске т. б. значительно переходит границу леса на севере и западе, на юге — распространен до о. Кадьяк. К северу от хребта Брукса рощицы т. б. встречаются мелкими изолированными островками вдоль многочисленных речек, текущих в Северный Ледовитый океан. За пределами границы леса он в большинстве случаев является единственной древесной породой. На Аляске т. б. обычен в долинах рек — на галечниках, террасах и аллювиальных конусах выноса; вместе с ивами и ольхой он образует пойменные и прибрежные заросли. По северным и западным склонам Аляскинского хребта т. б. поднимается до высоты 1000 м над ур. м. (Viereck, Little, 1972). Т. б. широко распространен в культуре за пределами естественного ареала из-за быстрого роста и нетребовательности к почве и климату (Шиманюк, 1964).

Viburnum edule (Michx.) Rafin. — калина съедобная (к. с.) — кустарник 0.6—3.5 м выс., со столиками до 4 см толщ. (Viereck, Little, 1972). В Северной Америке к. с. распространена от Аляски до о. Ньюфаундленд, на юг — до штатов Пенсильвания, Миннесота, Колорадо и Орегон. В штате Аляска к. с. встречается широко, отсутствуя лишь на севере штата, на Алеутских островах и п-ове Аляска. Ареалы к. с. и т. б. частично совпадают; у северного предела их распространения в ряде островных местообитаний они растут вместе (рис. 1). В пределах ареала к. с. встречается часто, иногда обильно, в зарослях кустарников, по лесным опушкам и вдоль ручьев. Цветет в мае—июле, плоды созревают в июле—сентябре. Ветки и листья к. с. поедают животные, плоды склевывают

[1] За определение растений и помощь, оказанную при написании данной статьи, приношу им искреннюю благодарность.

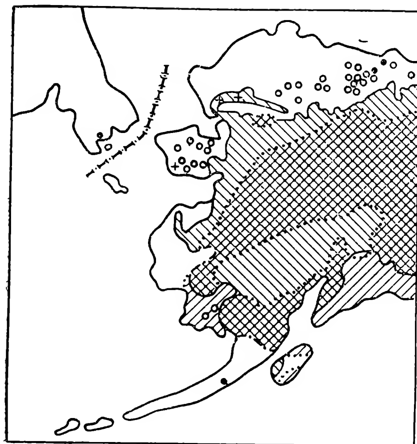


Рис. 1. Распространение *Populus balsamifera* L. и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. на Аляске и Чукотке (по Viereck, Little, 1972, с добавлениями автора).

1 — ареал, его граница и отдельные местонахождения *Populus balsamifera*; *2* — то же, *Viburnum edule*; *3* — то же при совместной встречаемости обоих видов.

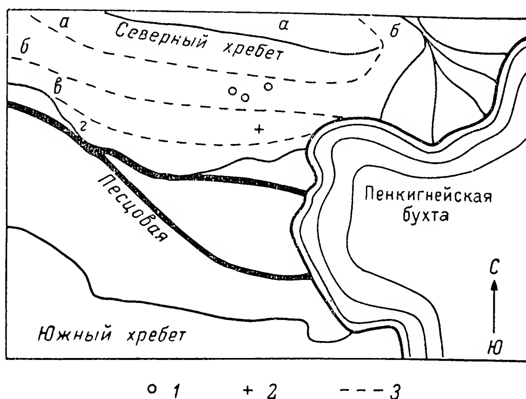


Рис. 2. Картосхема места находки *Populus balsamifera* L. и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin.

1 — местонахождения *Populus balsamifera* L.; *2* — то же, *Viburnum edule* (Michx.) Rafin.; *3* — границы горных поясов: *а* — пояс скал и останцов, *б* — пояс слабо заросших осыпей, *в* — пояс сомкнутых травяно-кустарничковых тундр, *г* — заболоченный шлейф.

птицы. К. с. рекомендуется для посадок из-за декоративной осенней окраски листьев (Viereck, Little, 1972, 1975).

Северо-западное побережье Пенкигнейской бухты имеет средне- и низкогорный рельеф альпийского типа. Горы подходят вплотную к берегам бухты и закрывают долину р. Песцовой с севера, юга и запада. Наиболее высокий северный горный массив сложен девонскими эффузивными породами среднего состава. Склоны северного хребта, обращенные на юг, к долине р. Песцовой, в районе ее устья, имеют протяженность до 1 км (рис. 2). Верхняя часть склона с многочисленными останцами рассечена глубокими расщелинами, по которым в период таяния снега текут ручьи. Выходя из расщелин, ручьи образуют овально-языковидные каменисто-щебнистые конусы выноса, спускающиеся иногда почти до русла реки. Ниже останцов, между конусами выноса, расположены крутые (до 40°), ровные, щебнистые осыпающиеся склоны. В нижней части, у места контакта с речной долиной, склоны гор становятся более пологими и сильнее заросшими. Здесь скапливается большое количество снега, который распределяется довольно неравномерно.

Об общих чертах климата района Пенкигнейской бухты можно получить приблизительное представление на основании данных ближайшей метеостанции пос. Провидения, расположенной южнее в 50 км (Клюкин, 1960). Среднегодовая температура воздуха —4.4° С, среднемесячные температуры июня 4.3, июля 7.7, августа 7.7, сентября 4.1. Абсолютный максимум отмечен в июле — 24°. Среднемесячная температура самого холодного месяца (февраля) —15.6°, абсолютный минимум —43° (февраль). Годовое количество осадков — 635 мм, около трети (189 мм) выпадает за три летних месяца. В течение года преобладают северные и северо-восточные ветры, но в летний период наиболее часты ветры южного и юго-западного направлений.

Несмотря на небольшое расстояние между этими двумя пунктами, климат в районе Пенкигнейской бухты значительно отличается от климата окрестностей пос. Провидения. Пенкигнейская бухта глубоко вдается в сушу и отгорожена от Берингова моря гористыми островами Аракамчечен, Ыттыгран и Сенявинским п-овом. Окружающие горы за-

держивают морские туманы и перехватывают часть осадков, приносимых с Берингова моря. Они снижают также и скорость ветра. В результате в районе Пенкигнейской бухты создается своеобразный климат, для которого характерны меньшее количество осадков, большее число ясных дней, меньшие скорости ветра. Крутые склоны гор способствуют хорошему нагреванию субстрата и воздуха и сохранению тепла в межгорной котловине. Рыхлые продукты разрушения горных пород и аллювиальные отложения рек и ручьев, обилие снега зимой и быстрое его стаивание не способствуют сильному развитию многолетней мерзлоты.

За 48 дней пребывания в районе устья р. Песцовой, с 6 июля по 22 августа, мы отметили 24 солнечных дня; из 24 пасмурных дней 9 было с дождем, 7 — с туманами, причем в большинстве случаев туман рассеивался к полудню. За это время было 12 дней с сильными ветрами, преимущественно западного и восточного направлений, т. е. дующих вдоль долины реки. Снежный покров на западных склонах гор Сенявинского п-ова (юго-западное побережье Пенкигнейской бухты) держался значительно дольше, чем на южных склонах гор, обращенных к долине р. Песцовой.

На северо-западном побережье Пенкигнейской бухты развита растительность, характерная для полосы южных гипоарктических тундр (Юрцев, 1973) — в долинах обильны высокие кустарниковые ивняки, а на склонах гор северной и южной экспозиций, обращенных как к бухте, так и к долине реки, выражен пояс кустарниковых ольховых сообществ (*Alnus fruticosa*).[2] В долине р. Песцовой на участках высокой поймы развиты злаково-разнотравные ивняки *Salix alaxensis* высотой 1.5—2 м. Надпойменные террасы заняты лугами с господством *Festuca altaica*, на высоких гривах встречаются кустарничковые сообщества с доминированием *Loiseleuria procumbens*, а в ложбинах — куртинные травяные ивняки из *Salix pulchra* 0.5—0.7 м высоты.

Для северных склонов гор, окаймляющих долину с юга, характерно поясное размещение сообществ. На шлейфе расположено сочетание осоково-кустарничково-хвощевых зеленомошных сообществ с господством *Equisetum arvense* ssp. *boreale*, осоково-разнотравно-кустарничковых лишайниково-зеленомошных сообществ с господством *Dryas integrifolia* и разнотравно-кустарничково-пушицево-осоковых зеленомошных сообществ с господством *Carex membranacea* и *Eriophorum polystachyon*. В вышележащей кустарниковой полосе, имеющей ширину около 100 м, ольховые зеленомошные заросли сочетаются с разнотравно-осоково-кустарничковыми лишайниково-зеленомошными сообществами полян, где господствуют *Carex scirpoidea*, *Dryas integrifolia*, *Saxifraga oppositifolia*, *Rhytidium rugosum*.

В верхней части склона на выходах коренных пород представлены эпилитнолишайниковые и куртинные разнотравные группировки с господством *Oxytropis borealis*, *Novosieversia glacialis*, *Potentilla biflora*, *Saxifraga oppositifolia*, *Silene acaulis*.

На южных склонах хребта, ограничивающего долину реки с севера, тоже выражена поясность растительности. На шлейфе встречены осоковые (*Carex membranacea*), дюпонциево- и разнотравно-пушицевые (*Eriophorum polystachyon*, *E. russeolum*) зеленомошные болота. Плоские вершины террас подножия заняты куртинноднриадовыми лишайниковыми сообществами. На обширных крупнокаменистых полях развиты эпилитнолишайниковые группировки. В нижних частях склонов гор до высоты 100 м над ур. м. к сильно заснеженным местам приурочены травяно-кустарничковые сообщества с господством *Festuca altaica*, *Geranium erianthum*,[3] *Anemone richardsonii*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum subholarcticum*, *Linnaea borealis*, *Cassiope tetragona*, *Phyllodoce coerulea*, *Salix reticulata*;

---

[2] Латинские названия растений приводятся в основном в соответствии с «Арктической флорой СССР» (в.в. I—VII) с рядом уточнений по другим источникам.

[3] Этот вид ранее не был известен на Чукотском п-ове.

в малоснежных местообитаниях присутствуют дриадовые сообщества с *Kobresia myosuroides*. В умеренно заснеженных местах располагаются заросли ольхи с разреженным травяно-кустарничковым ярусом под пологом ольхи и кустарниковой опушкой из *Ribes triste*, *Salix hastata*, *S. lanata* ssp. *richardsonii*, *Pentaphylloides fruticosa*.

На сильно наклоненных (до 40°) конусах выноса и в руслах временных горных потоков развиты редкотравные луговые (*Leymus interior*, *Geranium erianthum*, *Polemonium boreale*, *Pentaphylloides fruticosa*) и горнотундровые группировки (*Dryopteris fragrans*, *Saxifraga funstonii*, *Artemisia glomerata*, *Antennaria friesiana*, *Dryas* sp. sp.). Здесь же присутствуют куртинные ивовые сообщества (*Salix glauca*, *S. lanata* ssp. *richardsonii* с *Viburnum edule*).

В среднем поясе (100—400 м над ур. м.) на языковидных конусах выноса располагаются кустарничковые (*Dryas* sp. sp., *Vaccinium uliginosum* s. l., *Arctous alpina*) сомкнутые и куртинные сообщества, куртинные ивняки из *Salix glauca* и разнотравно-лишайниковые сообщества с *Potentilla nivea*, *P. uniflora*, *Woodsia ilvensis*, *Saxifraga funstonii*, *Polemonium boreale*. На задернованных частях крутых склонов размещаются кустарничковые сообщества с господством видов рода *Dryas*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum subholarcticum*. Выше на этих склонах представлены куртинные кустарничковые, куртинные ивовые (*Salix glauca*) и куртинные тополевые сообщества.

В верхнем поясе (выше 400 м над ур. м.) на задернованных боковых склонах останцов развиты сомкнутые и куртинные дриадовые и кассиоповые сообщества. К карнизам на отвесных стенах останцов приурочены травяные группировки, на поверхности камней растут эпилитные лишайники. Здесь встречены *Taraxacum soczavae*, *Oxytropis leucantha* s. l. Для участков с мелкоземом характерны злаково-разнотравные сообщества, в которых господствуют *Poa glauca*, *Bromus pumpellianus*, *Roegneria borealis*, *Potentilla nivea*, *Woodsia ilvensis*.

По обе стороны гребня хребта расположены кустарничково-лишайниковые сообщества с *Phyllodoce coerulea* и видами рода *Cladina* и кустарничково-лишайниково-зеленомошные сообщества с *Salix phlebophylla*. У вершины, на развалах камней, осыпях и останцах широко представлены разреженные травяные группировки.

Тополь бальзамический найден в трех местах, удаленных друг от друга на расстояние от 50 до 200 м, в приморской части долины; дальше от моря в аналогичных местообитаниях он не был обнаружен. Т. б. растет в верхней части крутого (40°) осыпающегося склона непосредственно под останцами. Для этих мест характерно сочетание благоприятных условий: сильное нагревание субстрата и воздуха солнцем, экранирование тепла вертикальными стенами расположенных выше останцов, защита хребтом от северных и боковых ветров, дующих вдоль долины с моря и с верховья реки, умеренная заснеженность и раннее стаивание снега, небольшая мощность слоя щебня и малая его подвижность. Ряд факторов препятствует развитию в этих местообитаниях сомкнутых сообществ и определяет их состав и структуру: сухость и подвижность субстрата, малое количество мелкозема и близость неразрушенной скалы под слоем щебня.

Тополь бальзамический имеет стланиковую форму роста и образует разреженные куртинные сообщества (сомкнутость 30%), сложенные низкими (30—40 см высоты) «кустами» 20—30×30—50 см в поперечнике. В одном из сообществ одиннадцать «кустов» сгруппированы в 4 куртины, удаленные друг от друга на 1.5—2 м. «Кусты» в куртинах находятся на расстоянии 30—50 см, стволы т. б. 3—7 см в диаметре (рис. 3), стелются над щебнем и в его верхних слоях, сильно ветвятся и имеют много сухих побегов. На стволах и ветвях заметны многочисленные следы ранений камнями. «Кусты» сверху как бы подстрижены на одном уровне, соответствующем высоте снежного покрова. Годичный прирост т. б. на 15 августа составлял 10—15 см. Во всех местонахождениях т. б. был в вегетативном состоянии и, возможно, никогда не образовывал семян.



Рис. 3. «Куст» тополя *Populus balsamifera* L. на щебнистой осыпи.

В сообществе т. б. встречены также немногочисленные кусты *Salix glauca* равной с ним высоты. В его куртинах растут *Dryas ajanensis* s. l. и злаки (*Poa glauca*, *Calamagrostis lapponica*), имеющие суммарное проективное покрытие 5%. Среди разнотравья (общее проективное покрытие 40%) господствуют растения щебнистых горных тундр: *Oxytropis leucantha* s. l. (cop_1, 10%), *Artemisia glomerata* (cop_1, 10%), *Saxifraga funstonii* (cop_1, 10%), *Potentilla nivea* (sp, 5%), *Antennaria friesiana* (sol), *Saxifraga nivalis* (sp), *Polemonium boreale* (sol), *Saxifraga eschscholtzii* (rar), *Draba nivalis* (rar). Из споровых растений присутствуют только лишайники (проективное покрытие 40%), из них кустистых 10% (*Stereocaulon* sp. sp., *Cetraria islandica*), листоватых 5% (*Peltigera* sp.) и накипных 10%. На щебне в просветах между куртинами господствуют эпилитные лишайники с покрытием 15%.

Выше тополевого сообщества расположено куртинное злаково-разнотравное сообщество с *Calamagrostis purpurascens*, *Potentilla nivea*, *Woodsia ilvensis*, *Saxifraga funstonii*, *Artemisia glomerata*. Ниже тополевого сообщества на подвижной осыпи растут разреженные кусты тополя бальзамического. Рядом с описанным расположены куртинное ивовое сообщество (*Salix glauca*) и незаросшая подвижная осыпь.

Как известно, тополям свойственно образовывать корневые отпрыски, однако мы не нашли в литературе указаний об этом явлении у тополя бальзамического. В. К. Василевская и Е. А. Кондратьева (1955) обнаружили, что образование почек на корнях некоторых видов тополей связано с отмиранием боковых корней и усиливается при хорошей аэрации почвы. А. У. Усманов (1971) отмечает, что образованию корневых отпрысков у тополей способствуют механические повреждения корневых систем.

Условия, в которых растет тополь бальзамический в районе Пенкигнейской бухты на Чукотском п-ове (хорошая аэрация субстрата, постоянные поранения корней и их обрывы перемещающимися вниз камнями), благоприятны для образования корневых отпрысков. Вполне вероятно поэтому, что отдельные «кусты» тополя бальзамического в куртинах являются частями когда-то единой особи, имевшей семенное происхождение.

Можно предположить несколько источников и путей заноса семян тополя бальзамического, давших начало его популяции на южном склоне горы. Один из путей — поэтапное переселение тополя с Аляски в район Пенкигнейской бухты по характерным для него местообитаниям (поймы) через Берингийский мост суши не позднее конца плейстоцена (Хопкинс,

1976; Юрцев, 1976). На осыпи южного склона хребта семена тополя бальзамического могли попасть непосредственно с моста суши или из долины р. Песцовой, где тополь в то время мог образовывать древостои и плодоносить.

Другой путь — перенос семян ветром через Берингово море с Американского континента на расстояние 300—400 км. Этим путем возможен и современный занос семян, но вероятность его мала, так как семена тополей быстро теряют всхожесть. Мало вероятен также перенос стволов и ветвей тополя бальзамического с Аляски по морю ветрами и течениями. Таким образом, наиболее вероятно, он растет в вегетативном состоянии на осыпях южного склона хребта со времени гибели его плодоносящих деревьев в долинах расположенных близ рек, возможно, с конца плейстоцена.

В районе Пенкигнейской бухты калина съедобная найдена в одном месте, в нижней части того же южного склона, где растет тополь бальзамический, на высоте около 100 м над ур. м., на круто наклоненном (30°) конусе выноса горного ручья (рис. 2). Для места ее произрастания характерны крупнокаменистый субстрат с мелкоземом, перемещаемый весенними потоками, сильное проточное увлажнение весной, хороший дренаж, сильное нагревание склона солнцем и обилие снега в сочетании с ранним его стаиванием.

Калина съедобная растет в куртинном ивово-травяно-кустарничковом сообществе, вытянутом вниз по склону на 15 м, шириной 5—7 м. Суммарное покрытие растений в сообществе 70%. Кустарники (проективное покрытие 35%) образуют куртины до 50 см высоты: *Salix glauca* (cop_2, 20%), *Viburnum edule* (cop_1, 10%), *Pentaphylloides fruticosa* (sp, 5%). Кустарнички (50%): *Dryas ajanensis* s. l. (cop_2, 25%), *Arctous erythrocarpa* (cop_2, 15%), *Vaccinium uliginosum* (cop_1, 10%), *Empetrum subholarcticum* (sp, 5%), *Vaccinium vitis-idaea* (rar). Злаки (10%): *Festuca altaica* (sp, 5%), *Bromus pumpellianus* (sol), *Calamagrostis purpurea* (rar). Разнотравье (25%) представлено бореальными видами с примесью арктоальпийских, характерных для горных щебнистых местообитаний: *Linnaea borealis* (cop_1, 10%), *Galium boreale* (sp), *Pyrola grandiflora* (sp, 5%), *Chamaenerion angustifolium* (sol), *Ch. latifolium* (sol), *Geranium erianthum* (rar), *Moehringia lateriflora* (rar), *Hedysarum hedysaroides* (rar), *Solidago compacta* (sp, 5%), *Anemone parviflora* (sol), *Polemonium boreale* (sol), *Polygonum tripterocarpum* (rar), *Aster sibiricus* (rar), *Artemisia arctica* (sol), *Potentilla nivea* (sol), *Saxifraga funstonii* (sol), *Oxytropis leucantha* (rar). Мхи встречаются под кустами (покрытие 5%), лишайники (*Peltigera* sp.) — 5%.

Калина съедобная в сообществе образует низкие (25—40 см высоты) многоствольные кусты под пологом ивы и на прогалинах. 28 июля она цвела, на кустах сохранились прошлогодние сочные плоды. Это значит, что условия для ее жизни здесь вполне благоприятны.

Для калины съедобной, как и для тополя бальзамического, можно допустить несколько путей попадания зачатков на южные склоны гор, окаймляющих долину р. Песцовой. Однако для нее более, чем для тополя, вероятен занос семян птицами из ближайших местообитаний на Аляске, так как птицы питаются семенами калины, которые сохраняются на кустах до начала их весеннего перелета с Аляски на Чукотку. При этом не исключается возможность заноса ее семян и в наше время. В той же мере, как и для тополя, для калины вполне вероятна постепенная миграция по мосту суши в конце плейстоцена.

В отличие от тополя бальзамического калина съедобная в районе устья р. Песцовой плодоносит, в связи с этим ее популяция может состоять из особей семенного происхождения. Способность калины к плодоношению создает возможность ее расселения и облегчает сохранение ее популяции на Чукотке.

Во флоре данного островного участка южных гипоарктических тундр на северо-западном побережье Пенкигнейской бухты обильно представлены бореальные, в том числе и лесные, виды, отчасти связанные здесь

с кустарниковыми сообществами, из них 49 видов — аркто-бореальные и 8 видов бореальные: *Alnus fruticosa*, *Boschniakia rossica*, *Ribes triste*, *Trientalis europaea*, *Luzula rufescens*, *Cystopteris montana*, *C. fragilis*, *Equisetum pratense*, *Geranium erianthum*, *Linnaea borealis*, *Astragalus schelichowii*, *Galium boreale*, *Moehringia lateriflora*, *Botrychium lunaria*, *Orthilia obtusata*, *Angelica gmelinii*, *Chamaenerion angustifolium*, *Coeloglossum viride* и др.

В начале периода детального изучения флоры Северо-Востока находки многих из этих видов на Чукотке ограничивались окрестностями горячих источников, на основании чего они рассматривались как «факультативные термофиты» (Тихомиров, 1957а, б).

Эти особенности флоры и растительности северо-западного побережья Пенкигнейской бухты свидетельствуют о наличии устойчивой климатической инверсии и неслучайности произрастания здесь в течение продолжительного времени тополя бальзамического и калины съедобной — пока единственного на Чукотке представителя древесной и второго после *Salix niphoclada* (Юрцев и др., 1975) представителя кустарниковой бореальной североамериканской флоры. Можно надеяться, что при более детальном изучении флоры района и при расширении ботанических исследований к югу от р. Песцовой будут обнаружены новые местонахождения тополя бальзамического и калины съедобной и найдены еще не известные на Чукотке виды, в том числе бореальные и американские. Поэтому неотложной задачей ботаников является детальное обследование района Пенкигнейской бухты для выявления флористического комплекса расположенного здесь острова южных гипоарктических тундр.

В связи с особенностями биологии и спецификой местообитаний тополя бальзамического и калины съедобной на побережье Пенкигнейской бухты их популяции на Чукотском п-ове даже при незначительных изменениях среды могут исчезнуть. Наиболее ненадежно, очевидно, положение тополя из-за ограниченности его распространения, отсутствия плодоношения, небольших размеров растений, малой вероятности современного заноса семян из Аляски, а также подвижности субстрата и опасности засыпания обломками скал. По-видимому, причина ограниченного современного распространения тополя в этом районе кроется в отсутствии семян у местных растений, так как нельзя утверждать, что в районе Пенкигнейской бухты нет мест, подходящих для его поселения.

Несмотря на то что калина съедобная найдена в этом районе пока только в одном месте, у нее из-за способности к плодоношению в местных условиях больше, чем у тополя бальзамического, возможностей сохраниться. Кроме того, калина растет в менее суровых условиях — ниже по склону, на более неподвижном субстрате, в растительном сообществе более сложного строения. Если допустить, что тополь бальзамический и калина съедобная растут в этом месте с конца плейстоцена, то вызывает удивление, как могли эти растения просуществовать так долго в столь неблагоприятных условиях при ограниченных возможностях расселения и возобновления, следовательно, при повышенной чувствительности к изменению среды? Вероятно, это стало возможным благодаря тому, что климатическая обстановка на южных склонах гор, обращенных к долине р. Песцовой, была более или менее неизменной или ухудшалась постепенно. Возможно, что в прошлом при климатических условиях, более благоприятных для роста тополя и калины в районе Пенкигнейской бухты (например, в среднем голоцене), эти виды, росшие в долинах рек, поднимались по склонам гор и образовывали там в местах, аналогичных современным, сходные формы роста.

Помимо естественных причин, угрожающих существованию этих видов на Чукотке, с каждым годом возрастает опасность отрицательного влияния на них хозяйственной деятельности человека. Долина р. Песцовой является местом летнего выпаса и прогона оленей из горных долин на побережье, к центральному поселку совхоза. Каждое лето здесь бывают бригады рыбаков, летом и зимой эти места посещают охотники. Несколько лет назад у подножия южного склона хребта размещался пионерский ла-

герь. Судя по следам яранг и захоронениям, оленеводы со стадами посещают эти места уже сотни лет, однако в последние годы пастбищная нагрузка возросла и изменился характер воздействия человека из-за использования им техники.

Во второй половине августа 1978 г. мы наблюдали прогон стада по долине р. Песцовой, при этом олени поднимались на южные склоны хребта выше места произрастания калины.

Наиболее действенными мерами по охране всего комплекса южнотундрового острова были бы организация заказника в долине р. Песцовой или полное заповедание южного склона северного хребта, к которому приурочены местонахождения тополя бальзамического и калины съедобной. Для того чтобы гарантировать сохранение местной популяции тополя и калины на Чукотском п-ове, целесообразно интродуцировать их (тополь — черенками, а калину — черенками и семенами) в северные ботанические сады СССР. Представляет научный интерес проведение кариосистематических исследований местной популяции тополя бальзамического и калины съедобной. Последнее в некоторой степени будет способствовать выяснению времени и путей переселения этих видов с Американского континента.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская В. К., Е. А. Кондратьева. (1955). Образование почек на корнях древесно-кустарниковых растений. ДАН СССР, 101, 5. — Клюкин Н. К. (1960). Прикладной климатологический справочник Северо-Востока СССР. — Тихомиров Б. А. (1957а). К характеристике флоры и растительности термальных источников Чукотки. Бот. ж., 42, 9. — Тихомиров Б. А. (1957б). Особенности и пути происхождения флоры района термальных источников юго-востока Чукотки. В кн.: Делегат. съезд Всесоюзн. бот. общ. (май 1957 г.). Тез. докл., VII. Л. — Усманов А. У. (1971). Дендрология Узбекистана, III. Тополь. — Хопкинс Д. М. (1976). История уровня моря в Берингии за последние 250 000 лет. В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток. — Шиманюк А. П. (1964). Биология древесных и кустарниковых пород СССР. — Юрцев Б. А. (1973). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — Юрцев Б. А. (1976). Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии в свете ботанико-географических данных. В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток. — Юрцев Б. А., А. В. Галанин, Т. Г. Дервиз-Соколова, А. Е. Катенин, А. А. Коробков, Т. М. Королева, В. В. Петровский, Т. В. Плиева, В. Ю. Разживин, Н. Н. Тараскина. (1975). Флористические находки в Чукотской тундре, 2. Нов. сист. высш. раст., 12. — Viereck L. A., E. L. Little. (1972). Alaska trees and shrubs. Washington. — Viereck L. A., E. L. Little. (1975). Atlas of United States trees, 2. Alaska trees and common shrubs. Washington.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 VII 1979.

УДК 581.9 (571.63)

Т. И. Нечаева

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ ВО ВЛАДИВОСТОКЕ

T. I. NECHAEVA. FLORISTIC FINDINGS IN VLADIVOSTOK

Во время флористических сборов во Владивостоке летом 1978 г. нами обнаружен ряд растений, редких или новых для Дальнего Востока или Приморья. Перечень этих видов в систематическом порядке приводим ниже.

Digitaria sanguinalis (L.) Scop. ssp. *sanguinalis*. Собрана на ж.-д. путях на ст. Вторая Речка, 7 VIII 1978 и на ст. Первая Речка, 8 VIII 1978.

Rorippa austriaca (Crantz) Bess. На Дальнем Востоке собран впервые на газоне по ул. Русской, 5 VIII 1977 и на сорном месте близ железной дороги в районе ст. Вторая Речка, 18 VIII 1978.

Heracleum sibiricum L. Восточная граница этого вида отмечалась в Западной Сибири. Нами собран на ст. Угловой, близ железной дороги, 3 VII 1977; 15 VIII 1978 обнаружена большая популяция цветущих растений на ст. Сад-город.

Новый для флоры Дальнего Востока и бесспорно заносный вид.

Borago officinalis L. Заносный вид, впервые обнаруженный нами во Владивостоке в районе ст. Вторая Речка, у дороги, 31 VII 1978.

Stachys palustris L. Заносное растение, собранное в районе ст. Вторая Речка, в травостое на сорном месте близ универсама, 28 VIII 1977.

Solanum rostratum Dun. Этот карантинный сорняк известен из европейской части СССР и с Кавказа. В Приморском крае он появляется в виде небольших очагов (Ульянова, 1978). Нами собран на сорном месте близ железной дороги на ст. Первая Речка, 10 VIII 1978.

Solidago canadensis L. Отмечался для Приморья как редкость (Воробьев и др., 1966). Нами встречен в больших количествах в окрестностях Владивостока: на песчано-галечниковой обочине дороги близ бухты Лазурной, 27 VIII 1978; у ст. Санаторная, на окраине леса, 29 VIII 1978.

Mulgedium tataricum (L.) DC. Этот явно заносный вид обнаружен нами во Владивостоке на ж.-д. путях в районе ст. Первая Речка, 20 VIII 1978, а также в окрестностях г. Уссурийска на ст. Сахзавод, на ж.-д. насыпи, 1 VIII 1978. Во Владивостоке впервые был собран Д. П. Воробьевым в 1975 г. Новый для флоры Дальнего Востока вид.

Taraxacum dissectum (Ledeb.) Ledeb. Это эндемичное растение Восточной Сибири приводилось для окрестностей г. Уссурийска (Комаров, Клобукова-Алисова, 1932), но в более поздних флористических сводках (Воробьев и др., 1966; Ворошилов, 1966) для Приморья не отмечалось. Нами оно собрано на ж.-д. путях во Владивостоке, на ст. Первая Речка, 22 VII 1978 и в г. Уссурийске, 1 VIII 1978. Растение — явно заносное.

Гербарные образцы цитируемых видов переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и в Главный ботанический сад АН СССР (МНА).

Автор выражает глубокую благодарность В. Н. Ворошилову за помощь в определении растений.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, А. И. Шретер. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Комаров В. Л., Е. Н. Клобукова-Алисова. (1932). Определитель растений Дальневосточного края, 2. — Ульянова Т. Н. (1978). Сегетальная флора Приморского края. Бот. ж., 63, 7.

Дальневосточный государственный университет, Владивосток.

Получено 30 I 1979.

УДК 581.9 (470.43)

Т. И. Плаксина

НОВЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ФЛОРЫ КУЙБЫШЕВСКОЙ ОБЛАСТИ

T. I. PLAKSINA. NEW PLANT SPECIES FOR THE FLORA OF KUIBYSHEV DISTRICT

Приведены новые виды растений для Куйбышевской области.

В течение 1972—1975 гг. проводилась инвентаризация флоры Жигулевского государственного заповедника имени И. И. Спрыгина. Итоги инвентаризации позволили установить произрастание видов, новых не только для территории заповедника, но и для Куйбышевской обл. Полученные



Популяция *Alchemilla nemoralis* Alech. в Безымянном овраге урочища Каменная Чаша Куйбышевской обл.

материалы уточняют и расширяют сведения об ареалах этих растений. Ниже приводятся данные по этим находкам.

Leersia oryzoides (L.) Sw. В СССР встречается в европейской части, в Западной Сибири, на Дальнем Востоке, в Средней Азии (Цвелев, 1976). В европейской части СССР вид обычен в западных областях и более редок на востоке (Маевский, 1964). Ближайшие местонахождения вида известны в соседних областях: Ульяновской, Пензенской, Саратовской (в последней по данным гербарного материала кафедры ботаники Куйбышевского педагогического института).

На территории Куйбышевской обл. леерсия рисовидная впервые была обнаружена в пойме р. Волги на о. Серёдыше 4 VIII 1972.

Небольшая популяция произрастала по берегу оз. Кольчужное южной экспозиции. Цветущих экземпляров было семь, высота их в среднем достигала почти 1.5 м. Окружение состояло из *Typha angustifolia* L., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch., *Carex acuta* L., *Lythrum virgatum* L., *Potamogeton natans* L., *Lemna minor* L.

Alchemilla nemoralis Alech. (см. рисунок). Была известна только в Ярославской, Костромской, Горьковской и Пензенской областях (Маевский, 1964). На территории Куйбышевской обл. этот вид найден 26 VI 1973 в Безымянном овраге урочища Каменной Чаши провинции Самарской Луки. Безымянный овраг расположен в лесной зоне заповедника. Только устьевая его часть, выходящая в долину Ширяевского оврага, имеет открытое днище, покрытое лесными лугами и одиночными деревьями сосны, дуба, липы, березы; склоны залесены. Протяженность этой части оврага не более 0.5 км, далее начинается узкая долина, поросшая лесом и высоким лесным разнотравьем. Здесь, на границе леса и луга, на плоском днище, у тропы произрастает популяция манжетки дубравной, занимая площадь около 2 м^2. Вид имеет хорошую жизненность, ежегодно цветет, но в 1978 г. был заметно угнетен *Microsphaera* sp. (верхняя поверхность всех листьев была покрыта белым налетом гриба). Луговое окружение представлено видами *Agrostis gigantea* Roth, *Clinopodium vulgare* L., *Dactylis glomerata* L., *Dianthus stenocalyx* Juz., *Geranium pratense* L., *Festuca pratensis* Huds., *Centaurea pseudophrygia* C. A. Mey.; из лесных трав здесь произрастают *Angelica sylvestris* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Crepis sibirica* L.,

Festuca gigantea (L.) Vill., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn ex Decken.

Вполне возможно, что на территории Самарской Луки место произрастания вида не единственное, но для его ареала Самарскую Луку, видимо, следует считать южной границей.

Гербарный материал хранится в Куйбышевском областном музее краеведения.

Автор благодарит В. Н. Тихомирова за подтверждение правильности определения вида манжетки и за научную консультацию в исследовании флоры Жигулевского государственного заповедника.

ЛИТЕРАТУРА

Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 9-е. — Терехов А. Ф. (1969). Определитель весенних и осенних растений Среднего Поволжья и Заволжья. — Флора европейской части СССР. (1974, 1976, 1978). — Флора юго-востока европейской части СССР. (1928, 1931). — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). — Черепнин Л. М. (1941). Растительность каменистой степи Жигулевских гор. Канд. дис. М.

Куйбышевский государственный университет. Получено 22 VIII 1978.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.683.2

В. П. Бочанцев

ДВА НОВЫХ РОДА ИЗ СЕМЕЙСТВА *CRUCIFERAE*

V. P. BOTSCHANTZEV. TWO NEW GENERA OF THE FAMILY *CRUCIFERAE*

Первый из описываемых в статье родов — *Eremoblastus* Botsch. — монотипный. Принадлежащий к нему вид *E. caspicus* Botsch. найден в низовьях рек Волги и Урала.

Во втором роде — *Oreoloma* Botsch. — четыре вида. Растут они в Китае и Монголии. Три из этих видов новые: *O. eglandulosum* Botsch., *O. sulfureum* Botsch. и *O. violaceum* Botsch., а один — *O. matthioloides* (Franch.) Botsch. — числился в последнее время в роде *Sterigmostemum* Bieb.

I. Eremoblastus Botsch. gen. nov. — Planta annua, pilis ramosis vestita. Caulis foliosus a basi ramosus. Folia petiolata lanceolata sinuato-dentata, dentibus obtusis remotis. Inflorescentia aphylla. Calyx clausus, sepalis erectis, interioribus basi vix saccatis. Petala flavo-viridia, angusta obtusa oblonga, margine undulata. Filamenta staminum longiorum ad basin subdilatata. Glandulae nectariferae laterales introrsum apertae, stamina longiora versus protractae. Pedicelli fructiferi breves crassi. Siliquae oblique adscendentes lineares subflexuosae, tetragonae, a superiore dehiscentes, valvis crassis, nervo uno longitudinali percursis, septo crasso. Stigmata subdecurrentia acuminata. Semina uniserialia oblonga, ala paleacea angusta cincta. Embryo notorrhizus.

Typus generis: *Eremoblastus caspicus* Botsch.

A genere *Matthiola* R. Br. siliquis tetragonis flexuosis et embryone notorrhizo bene differt. A *Hesperide* L. siliquis tetragonis flexuosis, crasse et non pellucide septatis necnon seminibus ala paleasea angusta cinctis distat.

Eremoblastus caspicus Botsch. sp. nov. — Planta annua ca. 20 cm alta. Folia ad 45 mm longa, 12 mm lata. Sepala 5.5 mm longa. Petala 8.5 mm longa, 1.3 mm lata. Pedicelli fructiferi 2.5 mm longi et 2 mm crassi. Siliquae ad 45 mm longae, 3 mm latae. Semina 2.2 mm longa, 1.2 mm lata.

T y p u s: Kazachstania, regio Gurjevensis, distr. Makat, 12 km a Dossor ad viam versus Makat, ad marginem loci salsi, 5 VI 1956, fr. juv. A. Junatov, L. Kuznetzov (LE).

P a r a t y p i: Regio Astrachanensis, in viciniis lacus Baskunczak, ad salsa humida, 3 VIII 1907, n° 21, fr. W. Arcimowic (LE); Regio Uralensis, distr. Gurjev, in viciniis Dossor, 15 V 1924, fl. et fr. juv. E. Serova (LE).

D i s t r i b u t i o. URSS, in fluxu inferiore fl. Volga et Ural.

II. Oreoloma Botsch. gen. nov. — Plantae perennes herbaceae, pilis ramosis et glandulosis vel tantum ramosis tectae. Caules foliosi ramosi vel simplices. Folia radicalia et caulina longe petiolata, lanceolata, sinuato-dentata, dentibus acutis vel obtusis remotis. Inflorescentia simplex vel ramosa, aphylla compacta sed ad fructificationem elongata. Calyx clausus, sepalis erectis, interioribus basi fere saccatis. Petala flava, helvola, alba vel violacea, longiunguiculata, obovata. apice rotundata. Stamina longiora filamentis per paria connatis. Glandulae nectariferae laterales stamina longiora versus protractae, introrsum vel extrorsum vel utrinque apertae.

Pedicelli fructiferi crassi. Siliquae oblique ascendentes, teretes, a basi ad stigma sensim angustatae, inter semina vix constrictae, vix dehiscentes, valvis enervibus, septo crasso. Stigmatis lobi longi vel breves, divergentes, obtusi. Semina uniserialia oblonga exalata. Embryo notorrhizus.

Typus generis: *Oreoloma matthinioloides* (Franch.) Botsch.

A genere *Sterigmostemum* Bieb. calyce clauso, sepalis erectis, interioribus basi saccatis differt.

Genus species 4, Chinae et Mongoliae incolas includit.

CLAVIS SPECIERUM

1. Rami caulis foliosi. Stigmatis lobi breves (tam longi, quam lati) . . . . 1. *O. matthioloides* (Franch.) Botsch.
+ Rami caulis aphylli. Stigmatis lobi longi (ad 15-plo longiores quam lati) . . . . 2.
2. Planta pilis tantum ramosis tecta. Folia acute dentata . . . . 4. *O. eglandulosum* Botsch.
+ Plantae pilis ramosis et glandulosis tectae. Folia obtuse dentata . . 3.
3. Petala alba vel violaceae. Filamenta staminum longiorum ad $^2/_3$ connata. Glandulae nectariferae laterales extrorsum apertae . . . . 2. *O. violaceum* Botsch.
+ Petala sulfurea. Filamenta staminum longiorum ad $^3/_4$ connata. Glandulae nectariferae laterales introrsum apertae . . . . 3. *O. sulfureum* Botsch.

1. Ветви стебля олиственные. Лопасти рыльца короткие (примерно равны своей ширине) . . . . 1. *O. matthioloides* (Franch.) Botsch.
+ Ветви стебля безлистные. Лопасти рыльца длинные (в несколько раз длиннее своей ширины) . . . . 2.
2. Растение опушено только ветвистыми волосками. Листья острозубчатые . . . . 4. *O. eglandulosum* Botsch.
+ Растения опушены ветвистыми и железистыми волосками. Листья тупозубчатые . . . . 3.
3. Лепестки белые или фиолетовые. Нити длинных тычинок на $^2/_3$ сросшиеся. Боковые медовые железки открыты наружу . . . . 2. *O. violaceum* Botsch.
+ Лепестки серно-желтые. Нити длинных тычинок на $^3/_4$ сросшиеся. Боковые медовые железки открыты внутрь . . . . 3. *O. sulfureum* Botsch.

1. Oreoloma matthioloides (Franch.) Botsch. comb. nov. — *Dontostemon matthioloides* Franch. 1884, Pl. Davidianae, 1 : 35, tab. 9. — *Sterigmostemum matthioloides* (Franch.) Botsch. 1959, Бот. журн. 44, 10 : 1487. — *Sterigma sulfureum* auct. non DC. : Maxim. 1889, Enum. pl. Mongolia, 1 : 77, p. p.; idem, 1889, Fl. Tangutica, 1 : 76, p. p. — Многолетнее травянистое растение до 40 см выс., опушенное ветвистыми и железистыми волосками. Ветви стебля олиственные. Листья до 9 см дл. и 20 мм шир., выемчато-зубчатые с расставленными тупыми зубцами. Чашелистики 8.5 мм дл. Лепестки фиолетовые, 14.5 мм дл. и 3.5 мм шир. Нити длинных тычинок на $^3/_4$ сросшиеся. Боковые медовые железки открыты внутрь и наружу. Рыльца 0.5 мм дл. и 0.5 мм шир.

Изотип: Chine (Mongoliae orientale). Ourato, sur les décombres, VI 1866, n° 2684, fl. A. David (LE).

Распространение. Китай (Внутренняя Монголия).

2. **Oreoloma violaceum Botsch. sp. nov.** — *Sterigma sulfureum* auct. non DC. : Maxim. 1889, Enum. pl. Mongolia, 1 : 77, p. p. — Herba perennis ad 25 cm alta, pilis ramosis et glandulosis tecta. Rami caulis aphylli. Folia ad 10 cm longa, 20 mm lata, sinuato-dentata, dentibus obtusis remotis. Sepala 10.5 mm longa. Petala violacea, 17.5 mm longa, 7.8 mm lata. Filamenta staminum longiorum ad $^2/_3$ connata. Glandulae nectariferae laterales extrorsum apertae. Stigmata 3 mm longa, 0.3 mm lata.

T y p u s: Mongolia, inter brachia austro-occidentalia Altai Mongolici et montes Bajtyk-Bogdo, locus Tsagan-Tunge dictus, 2 V 1879, fl. N. Przewalski (LE).

Ab *O. matthioloide* (Franch.) Botsch. ramis aphyllis et stigmatis lobis longis differt.

D i s t r i b u t i o. China (Dshungaria), Mongolia.

3. **Oreoloma sulfureum Botsch. sp. nov.** — *Sterigma sulfureum* auct. non DC. : Maxim. 1889, Enum. pl. Mongolia, 1 : 77, p. p. — Herba perennis ad 15 cm alta, pilis ramosis et glandulosis tecta. Rami caulis aphylli. Folia ad 11 cm longa, 16 mm lata, sinuato-dentata, dentibus obtusis remotis. Sepala 9 mm longa. Petala sulfurea 18 mm longa, 4.8 mm lata. Filamenta staminum longiorum ad $^3/_4$ connata. Glandulae nectariferae laterales introrsum apertae. Stigmata 1.3—2.3 mm longa et 0.3—0.4 mm lata.

T y p u s: China, Dshungaria, fl. Borborogusun borealis, in lacum Ebi-Nor influens, 4000′, 27 IV 1879, fl. A. Regel (LE).

Ab *O. matthioloide* (Franch.) Botsch. ramis aphyllis, petalis sulfureis et stigmatis lobis longis differt.

D i s t r i b u t i o. China (Dshungaria).

4. **Oreoloma eglandulosum Botsch. sp. nov.** — *Sterigma sulfureum* auct. non DC. : Maxim. 1889, Fl. Tangutica, 1 : 76, p. p. — Herba perennis ad 25 cm alta, pilis ramosis tecta. Caulis rami aphylli. Folia ad 10 cm longa 25 mm lata, remote magni- et acutidentata. Sepala 10.8 mm longa. Petala helvola, 18 mm longa, 5.2 mm lata. Filamenta staminum longiorum ad $^5/_6$ connata. Glandulae nectariferae laterales extrorsum apertae. Stigmata 5 mm longa, 0.3 mm lata.

T y p u s: China, jugum Humboldtii, statio ad fl. Kuku-Ussu inter fl. Danche et Chaltyn-Gol, 8—8500′, 29 VI 1879, fl. et fr. juv. N. Przewalski (LE).

Ab *O. matthioloide* (Franch.) Botsch. pilis glandulosis nullis, ramis aphyllis, foliis acute dentatis, petalis helvolis necnon stigmatis lobis longis differt.

D i s t r i b u t i o. China (Kashgaria, Tsinchai).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 VI 1979.

УДК 005 : 582.876

Г. М. Левин

МАТЕРИАЛЫ К ПОЗНАНИЮ СЕМЕЙСТВА *PUNICACEAE*

G. M. L E V I N. CONTRIBUTIONS TO THE STUDY OF THE FAMILY *PUNICACEAE*

Показаны различия между видами рода *Punica* L., отмечена необходимость его разделения. Вид *P. protopunica* Balf. f., отличающийся по биологическим, морфологическим, анатомическим и цитологическим признакам, выделен в самостоятельный монотипный род *Socotria* G. Levin gen. nov.

Сем. *Punicaceae* Horan. образует вместе с *Myrtaceae*, *Lythraceae*, *Sonneratiaceae*, *Lecythidaceae*, *Rhizophoraceae*, *Combretaceae* и *Melastomataceae* тесно родственную группу семейств (Тахтаджян, 1970; Камелин, 1973). В свое время эта близость служила основанием для отнесения рода *Punica* L. поочередно к ряду из этих семейств (*Myrtaceae*, *Lythraceae*, *Sonneratiaceae*). Но уже в 1826 г. этот род выделяется в особое сем. *Granateae* D. Don, а в 1834 г. — *Punicaceae* Horan. nom. cons. Самостоятельность *Punicaceae* в настоящее время не вызывает сомнений.

По установившимся представлениям это семейство включает один род *Punica* L. с двумя видами — узкоэндемичным *P. protopunica* Balf. f. и *P. granatum* L., имеющим обширный ареал.

Сем. *Punicaceae* представляет собой пример тупиковой ветви эволюции, развитие представителей которой прекратилось, по-видимому, разновременно, но вскоре после возникновения. Эволюционная судьба *Punicaceae* достаточно любопытна, ибо семейство включает представителей с полярными тенденциями. Если *P. protopunica* является примером консервативного эндемика, исчезающего реликта, то *P. granatum* L. — персистентный процветающий реликтовый, экологически прогрессивный вид с широким ареалом. Почему *P. granatum* за многие миллионы лет своего существования не иррадиировал группу близкородственных таксонов и до настоящего времени остается практически недифференцированным видом, является загадкой. Впрочем это характерно и для многих других видов сходной эволюционной судьбы и систематической изолированности. Представление о наличии в роде *Punica* вымерших видов основывалось на нахождении в основном отпечатков листьев или плодов или даже их фрагментов (Wessel, Weber, 1856; Saporta, 1888; Кутузкина, 1974). Изменчивость по признакам листа ныне существующего *P. granatum* перекрывает все лимиты изменчивости признаков листа ископаемых видов *Punica*, близких к *P. granatum*. Выделение их в ранг вида по столь изменчивым признакам не оправдано (Левин, 1977, 1978).

По существующим представлениям род *Punica* имел тропических предков, близких к *Lythraceae* и *Sonneratiaceae*. Непосредственный предковый тип рода мог быть распространен по южным островам и архипелагам Тетиса в палеогене (Камелин, 1973).

Арогенезу *Punica* способствовали эволюция по ксерофильной и криофильной линиям развития (как следствие приобретения листопадности), морфологический параллелизм с другими элементами шибляка (наличие колючек, ксилоподия, вегетативная подвижность и т. д.), приобретенный в ходе конвергентной эволюции. Приобретение этих и других ароморфных черт (например, строение плода) привело к экологическому процветанию евразиатского персистентного реликта *P. granatum*, оказавшегося способным в современную эпоху к антропогенному расширению ареала и дичанию в пределах субтропической и тропической зон.

P. protopunica, значительно более специализированный вид, не вышел за пределы осколка Гондваны — о. Сокотра, которому свойственно обилие монотипных эндемичных родов (Тахтаджян, 1970, 1974, 1978).

P. protopunica был найден в 1880 г. Бальфуром (Balfour, 1888). В 1881 г. его гербаризировал Швейнфурт (J. Schweinfurth), в 1897 г. — Бентам (Th. Bentham) и недавно (в 1967 г.) — сотрудник ботанического сада Кью Радклиф-Смит (A. Radcliffe-Smith).

Если *P. granatum* довольно хорошо изучен и по нему имеется обширная литература, то материалов морфологического и анатомического изучения *P. protopunica* относительно немного (Niedenzu, 1898; Шилкина, 1973; Левин, 1978; Левин, Соколова, 1979) и они свидетельствуют о значительных различиях между обоими видами. В основном эти различия сводятся к следующему.

P. protopunica представлен жизненной формой вечнозеленого деревца, основная жизненная форма *P. granatum* — геоксильный кустарник (Левин, 1976), листопадный на территории природного ареала.

У *P. protopunica* лист округлой или эллиптической формы, большей частью с вырезом на верхушке или слегка притупленный; у *P. granatum* — ланцетовидный или ланцетовидно-эллиптический.

Цветки у *P. protopunica* несколько меньших размеров, чем у *P. granatum*, имеют цветоножки, отсутствующие у последнего. Столбик в обоеполых цветках превышает уровень отгиба лепестков и чашелистиков, тогда как у *P. granatum* столбик находится ниже этого уровня. Стилоподий, характерный для *P. granatum*, у *P. protopunica* отсутствует. Тычинки у *P. protopunica* располагаются в 3—4 круга, у *P. granatum* — в 5—6 кру-

гов. Завязь у *P. protopunica* трехгнездная, сросшаяся с цветоложем до половины. Завязь у *P. granatum* отличается от завязи *P. protopunica* бóльшим количеством гнезд и их расположением в два яруса — единственный случай среди покрытосемянных. Уникальный по особенностям своего строения плод *P. granatum* вполне можно считать эволюционным новообразованием. Имеется немало примеров подобных новообразований (многокамерность томатов, «пупочные» плоды цитрусовых и т. д.). Как известно, тератологические изменения могут стать дополнительным материалом для естественного отбора (Лодкина, 1977).

И. А. Шилкина (1973), изучая зрелую древесину *P. protopunica*, показала, что у него преобладают просветы сосудов, собранные в группы и цепочки, у *P. granatum* — одиночные. У *P. protopunica* имеются сосудистые и волокнистые трахеиды, у *P. granatum* эти элементы отсутствуют. Для *P. protopunica* характерны одно- и двурядные лучи, тогда как у *P. granatum* они только однорядные. Сосудистые трахеиды, обнаруженные в зрелой древесине *P. protopunica*, в порядке *Myrtales* до настоящего времени найдены только в древесине сем. *Myrtaceae*.

Примитивный признак — наличие волокнистых трахеид, отсутствующих у всех представителей порядка *Myrtales*, свидетельствует о глубокой древности *P. protopunica*. Он сочетается с признаками высокой специализации — наличием сосудистых трахеид и организованным расположением сосудов (Шилкина, 1973).

P. protopunica имеет более крупные размеры клеток верхней и нижней эпидермы листа, отличается от *P. granatum* контуром клеточных стенок и проекцией эпидермальных клеток, слоистостью кутикулы и меньшим числом устьиц на единицу поверхности листа. По строению черешка *P. protopunica* значительно отличается от *P. granatum* формой черешка на поперечном срезе и числом слоев механической ткани — колленхимы. По строению побега *P. protopunica* отличается от *P. granatum* небольшим объемом сердцевины и наличием в ней только одного типа клеток. У *P. granatum* сердцевина более обильная и представлена двумя типами клеток.

Г. В. Дергач (Институт ботаники АН ТССР, Ашхабад) по нашей просьбе провела подсчет числа хромосом у *P. protopunica* (материал для изучения был любезно прислан нам из ботанического сада Кью). Оказалось, что у этого вида 2n=14, тогда как *P. granatum* свойственно 2n=16, 18, 19 (Yasui, 1936; Поволочко, 1937; Прусс, 1938; Nath, Randhawa, 1959, и др.).

В соответствии с наличием биологических, морфологических, анатомических и цитологических различий мы предлагаем разделить род *Punica* на два монотипных рода: *Punica* L. (Левин, 1978; Левин, Соколова, 1979) и *Socotria* G. Levin, описание которого приводится ниже.

Socotria G. Levin gen. nov. — Arbuscula sempervirens 2.4—4.5 m alta, coma subdiffusa. Folia orbicularia vel elliptica, apice plerumque incisa vel subobtusata. Flores pedicellis 3—16 mm longis. Sepala ac petala 4—6. Stylus florum hermaphroditorum e petalis sepalisque exsertums. Stigma profunde sinuatum. Stamina tri-quadriserialia. Ovarium triloculare. Fructus parvi, subglobosi, ad 50 mm in diam., 45 mm alti.

Typus: **S. protopunica (Balf. f.) G. Levin comb. nov.** — *Punica protopunica* Balf. f. 1888, Trans. Roy. Soc. Edinb. 31 : 93.

Affinitas. Genus *Punica* L. proximum, a qua habitu arbusculiformi, foliis sempervirentibus forma alienis, floribus pedicellatis, stylopodio nullo, staminibus tri-quadriserialibus, ovarii fructusque structura necnon structura anatomica trunci, rami, folii petiolique et chromosomatum numero (2n=14, nec 2n=16, 18, 19) differt.

Вечнозеленое деревцо 2.4—4.5 м выс. Крона несколько раскидистая. Листья округлые или эллиптические, большей частью на верхушке с вырезом или слегка притупленные. Цветки на цветоножках 3—16 мм дл. Чашелистиков и лепестков по 4—6. Столбик в обоеполых цветках возвышается над отгибом лепестков и чашелистиков. Рыльце глубоковыемчатое. Тычинки расположены в 3—4 круга. Завязь трехгнездная. Плоды небольшие, округлые, до 50 мм в диам., 45 мм выс.

Тип: *S. protopunica* (Balf. f.) G. Levin comb. nov. — *Punica protopunica* Balf. f. 1888, Trans. Roy. Soc. Edinb., 31 : 93.

Родство. Близок к роду *Punica* L., но отличается от него жизненной формой деревца, вечнозелеными листьями, их формой, наличием цветоножек у цветков, отсутствием стилоподия, числом кругов тычинок, строением завязи и плода, анатомическим строением древесины ствола, побега, листа, черешка и хромосомным числом 2n=14 (а не 2n=16, 18, 19).

Монотипный род, очень редко встречающийся на о. Сокотра.

Из синтипов вида *S. protopunica* мы выбираем в качестве лектотипа экземпляр, собранный Швейнфуртом и хранящийся в Гербарии ботанического сада Кью (К) под № 506 с этикеткой: «Insel Socotra, 250 met., 23 apr. 1881, D-r G. Schweinfurth».

Автор благодарит за помощь и обсуждение данной статьи сотрудников Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР И. Т. Васильченко, С. К. Черепанова и Р. В. Камелина.

ЛИТЕРАТУРА

Камелин Р. В. (1973). Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. — Кутузкина Е. Ф. (1974). Некоторые представители средиземноморской флоры в верхнем сармате Краснодарского края. Бот. ж., 59, 2. — Левин Г. М. (1976). Жизненные формы граната (*Punica granatum* L.) в Туркменистане. Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 5. — Левин Г. М. (1977). Изменчивость дикого граната Западного Копетдага. Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 5. — Левин Г. М. (1978). *Б. С. Розанов.* Явление короткопестичности у цветков граната (Изв. АН ТаджССР, отдел биол. наук, 2 (67) 1977). Изв. АН ТаджССР, отдел биол. наук, 3. — Левин Г. М., Е. А. Соколова. (1979.) Материалы к изучению *Punica protopunica* Balf. f. Бот. ж., 64, 7. — Лодкина М. М. (1977). Тератология цветка, морфологическая природа его органов и проблема гомологии с точки зрения генетики развития. Бот. ж., 62, 12. — Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый XI Международным ботаническим конгрессом. Сиэтл, август 1969. (1974). — Поволочко П. А. (1937). Морфология хромосом *Punica granatum* L. ДАН СССР, 16, 4. — Прусс А. Г. (1938). Цитологическое изучение граната Средней Азии. Сов. субтропики, 3. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. — Тахтаджян А. Л. (1974). Флористические деления суши. Жизнь растений, 1. — Тахтаджян А. Л. (1978). Флористические области Земли. — Шилкина И. А. (1973). К анатомии древесины рода *Punica* L. Бот. ж., 58, 11. — Balfour J. B. (1888). Botany of Socotra. Trans. Roy. Soc. Edinb., 31. — Nath N., J. S. Randhawa. (1959). Studies on cytology of pomegranate (*Punica granatum* L.). Ind. J. Horticult., 16. — Niedenzu F. (1898). *Punicaceae.* In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. III. Teil. Abt. 7. Leipzig. — Saporta G. M. (1888). Origine paleontologique des arbres cultives ou utilises par l'homme. Paris. — Wessel P., O. Weber zu Bonn. (1856). Neue Beitrag zur Tertiar-Flora der niederrheinischen Braunkohlformation. Cassel.— Yasui K. (1936). Genetics and chromosome number in *Punica.* Jap. J. gen., 12, 6.

Туркменская опытная станция ВИР,
пос. Кара-Кала.

Получено 14 VI 1978

УДК 005 : 633.527.2 (235.211)

А. В. Денгубенко

НОВЫЙ ВИД КОВЫЛЯ *STIPA* L. (*POACEAE*) С ЗАПАДНОГО ПАМИРА

A. V. DENGUBENKO. A NEW SPECIES OF *STIPA* L. (*POACEAE*) FROM THE WEST PAMIRS

В процессе сбора и обработки материала по флоре юго-западной оконечности Шугнанского хребта нами был собран ковыль, оказавшийся новым видом. Он растет на каменистых склонах юго-западной экспозиции в окрестностях Памирского ботанического сада на высоте около 2350 м

над ур. м. среди других видов родов *Stipa* L. (*S. badachschanica* Roshev., *S. caucasica* Schmalh.), *Piptatherum* Beauv. (*P. laterale* (Regel) Munro ex Nevski, *P. vicarium* (Grig.) Roshev. ex Nikit.), *Poa* L., и др. Он оказался наиболее близким к *S. lipskyi* Roshev., от которого отличается шероховатыми листьями, более длинной и шероховатой нижней частью ости и недоходящими до верхушки цветковой чешуи краевыми рядами волосков. От *S. longiplumosa* Roshev. отличается более коротковолосистой верхней частью и шероховатой закрученной нижней частью ости.

Вид назван в честь одного из исследователей Памира — Окмира Егишевича Агаханянца.

Stipa okmirii Dengubenko sp. nova. — Caespites densi. Caules 70—85 cm alt., asperi, sub nodis et saepe supra hos breviter pubescentes, vaginis foliorum asperis, inferioribus internodiis brevioribus, superioribus vero eis longioribus. Folia angusta, convoluta, setiformia, extra ob setas breves sursum directas aspera, interne dense molliter pilosa, infima caule duplo breviora. Ligula 1—3 mm lg., pubescens, apice villosa. Inflorescentia ca. 25 cm lg., laxa. Glumae subaequilongae, 6—7 cm lg., longe et tenuiter acutatae; lemma 12—13 mm lg., callosum, callo ad 2.5 mm lg., pilis in series septem longitudinales dispositis, marginalibus ad 2—3 mm ante apicem evanescentibus, sub arista coronulam formantibus. Arista 21—23 cm lg., semel geniculata, in parte inferiore contorta ob setas arcte appressas sursum directas scabra, supra ob pilos molles 5—6 mm lg. pinnata.

T y p u s: jugum Schugnanicum, in viciniis horti botanici Pamirensis, declivia lapidosa ad austro-occidentem exposita, 2350 m s. m., № 2731; 14 VI 1977, A. V. Dengubenko.

A specie affini *S. lipskyi* Roshev. aristis parte inferiore longioribus (4—4.5 nec 2—3 cm lg.) scabris et pilis lemmatis in seriebus marginalibus apicem eius non attingentibus bene differt.

Ленинградский государственный
педагогический институт.

Получено 29 V 1979.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018) 727.65

И. Т. Васильченко

НЕКОТОРЫЕ АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ ОРГАНИЗАЦИИ ГЕРБАРНОГО ДЕЛА
(в связи с выходом книги А. К. Скворцова «Гербарий. Пособие по методике и технике», 1977)

I. T. VASILCHENKO. SOME URGENT PROBLEMS OF ORGANIZATION OF HERBARIA (IN CONNECTION WITH A. K. SKVORTSOV'S «HERBARIUM. A MANUAL OF THE METHODS AND TECHNIQUE», 1977)

В последнее время усиливается внимание к Гербариям и возрастает ценность их значения для многих отраслей ботаники. «Гербарий, — как справедливо пишет А. К. Скворцов (1977), — главная основа для работ по систематике растений; несомненно, он останется таковым и в будущем, несмотря на все успехи применения в систематике цитологии, химии. . . и т. п.». Однако, как здесь же замечает А. К. Скворцов, гербарий важен не только для систематиков, но используется и для исследования морфологии растений, их экологической, географической и индивидуальной изменчивости, при исследованиях хромосомного набора или химического состава растений, в работах по интродукции и селекции растений, — всюду гербарный образец является необходимым документом, бесспорно удостоверяющим подлинность изучаемых объектов.

Опубликовано немало работ о Гербариях. Однако «Пособие» Скворцова по широте постановки проблемы гербарного дела в целом, документированности и многогранности изложения и использования специальной литературы превосходит все, что мы имели до сих пор в нашей (да, пожалуй, и в зарубежной) ботанической литературе. Детальный разбор книги Скворцова уже дан в рецензиях И. А. Губанова (1978) и Л. Н. Красновой и А. И. Кузьмичева (1979).

Следует еще раз сказать, что все разделы «Пособия» написаны на высоком научном уровне, в них детально освещены глубокое и всестороннее знание автором гербарного дела и литературы, сюда относящейся. Даже вопросы, которые неоднократно фигурировали на страницах ботанических журналов и в отдельных главах книг, в статьях, опубликованных в разных изданиях (например, «Сбор и сушка растений» или «Оформление коллекций» и др.), поданы Скворцовым в живой оригинальной трактовке и читаются с большим интересом.

Нет никакого сомнения, что рецензируемый труд является настольной книгой для всех ботаников, так или иначе связанных в своей работе с гербарием. Книга Скворцова получила высокую оценку в названных выше рецензиях, и нам остается только присоединиться к ней.

Вместе с тем в этой книге поднят и ряд вопросов, заставляющих нас задуматься, и на которых нам хотелось бы остановиться в свете справедливого высказывания Скворцова, приведенного на стр. 5: «Наше гербарное дело остро нуждается в дальнейшем развитии и улучшении».

К числу таких вопросов, с нашей точки зрения, относятся следующие.

По мнению А. К. Скворцова, игнорируется такой фундаментальный аспект современной систематики, как оценка и учет изменчивости растений, который невозможно представить в справочном гербарии. «В сущности, — пишет Скворцов, — справочный гербарий — это лишь расширенный гербарий учебного типа, рассчитанный на неспециалиста» (Скворцов, 1977). Это — совершенно правильное определение справочного гербария, но в данном случае упущено самое главное, для чего и создается такой гербарий: сохранить фондовые коллекции от излишнего и по сути ненужного износа: очень много «неспециалистов» обращаются сейчас к гербарию — это и любители, приходящие с просьбой показать им «какую-то медуницу», и ветеринары и эксперты судебной медицины, интересующиеся цикутой; и краеведы, учителя средней школы, агрономы; и студенты вузов и факультетов небиологического профиля, которые приносят для проверки те или иные растения, часто для гербария не имеющие никакой ценности и по банальности этих растений, и по крайней небрежности сбора и гербаризации. Об «изменчивости растений» здесь естественно вопрос и не ставится, как не ставится он в подавляющем большинстве случаев и при составлении наших определителей растений, рассчитанных на широкий круг потребителей, примером чему может служить многократно переиздававшийся определитель В. И. Талиева, на котором воспитались целые поколения отечественных флористов. Мы уже не говорим о том, что изучать изменчивость по гербарным образцам зачастую затруднительно, а нередко и просто невозможно (например, изучать изменчивость окраски лепестков у роз, астрагалов или изменчивость плодов у грецкого ореха и др.). Напомним, что среди систематиков существует довольно определенное мнение, согласно которому изучение изменчивости вообще не касается систематиков, и их дело якобы доводить изучение «до вида», оставляя исследование изменчивости генетикам или адептам «экспериментальной систематики». Таким образом, мы считаем создание справочных гербариев крайне желательным прежде всего для сбережения основных фондов от ускоренной их амортизации. И недаром такой крупный знаток гербарного дела, как Б. А. Федченко, счел нужным параллельно с комплектованием основных фондов «Гербария» организовать и справочный гербарий (позднее ликвидированный за недостатком места) даже в то время, когда число «неспециалистов», обращающихся в Гербарий, было минимальным.

Второй вопрос дискуссионного характера — это вопрос о так называемых «региональных гербариях». Автор приводит наше мнение по этому вопросу и отмечает, что «с чисто научных позиций предложение И. Т. Васильченко (в пользу региональных гербариев, — *И. В.*) несомненно более логично, но с организационной точки зрения оно менее реалистично и поэтому вряд ли практически осуществимо» (Скворцов, 1977, с. 47). Сомнения Скворцова вполне законны, однако следует учесть явную тенденцию в организации науки в СССР к объединению по проблемному или географическому принципу. Остановимся на положении в республиках Средней Азии. Не будем уже говорить здесь о таких научных центрах, с успехом концентрирующих проблематику по определенной отрасли знания в республиках Средней Азии, как, например, Институт ядерной физики в Ташкенте, организации, проводящие гидрометеорологические исследования и планирующие водное хозяйство Средней Азии, астрономическая станция Пулковской обсерватории на Памире, Среднеазиатский институт лесного хозяйства. В связи с большим сходством природных условий районов культуры хлопчатника и приемов его возделывания, а также общности методов его селекции и интродукции в Ташкенте был учрежден единый центр научно-исследовательской работы по хлопчатнику «СоюзНИХИ». Здесь было сосредоточено и коллекция живых растений хлопчатника и гербарий по роду *Gossypium* и его родичам. Наличие такого центра в высокой степени рационализировало и объединяло научно-исследовательскую и опытную работы с хлопчатником. Здесь получали ценную информацию специалисты всех республик Средней Азии и КазССР.

При этом наличие «СоюзНИХИ» не только не снимало научной и опытной работы с хлопчатником в соответствующих учреждениях названных республик, но стимулировало ее и обеспечивало высококвалифицированным руководством и эффективной координацией. Аналогичную работу де-факто выполнял и выполняет Ташкентский ботанический сад, стоящий во главе Среднеазиатского регионального совета ботанических садов. Не так давно в Ташкенте организовано Среднеазиатское отделение ВАСХНИЛ, в ведение которого переданы научные и опытные учреждения среднеазиатских республик. Признано целесообразным объединить их в одном центре. Геологи давно пришли к заключению об организации такого центра в области геологии. Они пишут: «Средняя Азия — это единый геологический регион, поэтому многие вопросы разведки полезных ископаемых не могут быть решены в пределах одной республики. В содружестве с центральными академическими и родственными институтами среднеазиатских республик, а также с производственниками институт изучает геологию месторождений» («Правда Востока» 25 VIII 1974). Геологи нашли заслуживающий внимания путь организации связи науки в условиях «единого региона» — Средней Азии, отнюдь не отменяя и не подменяя деятельности республиканских геологических учреждений. Хороший пример, не правда ли?

В республиках Средней Азии и КазССР имеется до 10 более или менее крупных Гербариев, ни один из которых не может похвалиться правильной организацией гербарного дела. О мелких Гербариях, комплектующихся главным образом из студенческих или случайных сборов, я уже не буду говорить, такие Гербарии, с нашей точки зрения, имеют право на существование только как справочные или даже учебные.

Вопрос о соотношении статуса и работы крупных Гербариев регионального (в нашем смысле слова) характера и «средних» и «мелких» Гербариев (в смысле Скворцова — гербарии вузов, музеев, ботанических садов и др.) нуждается еще в основательной разработке. Существующая ситуация, прямо скажем, никакого энтузиазма не вызывает. Приведу один из известных мне фактов: студенты одного из педагогических институтов ежегодно выезжают на летнюю практику в один из самых интересных в отношении флоры горных районов. Привозят на кафедру большое количество наспех собранных растений и с гордостью заявляют, что им удалось собрать даже редчайшие эндемики и особо ценные растения. На кафедре нет помещения для гербария, нет и кадров. Растения или выбрасываются сразу или в плохо перевязанных пачках хранятся некоторое время, а затем также выбрасываются. Если учесть, что число студенческих групп не менее 15 и каждый студент должен был собрать по 50 листов гербария (не знаю, сохранился ли этот узус и сейчас), то можно себе представить, в каких масштабах происходит уничтожение флоры, в том числе и ее уникальных представителей под предлогом создания «своего» гербария. Очень важно обсудить будущее вузовских гербариев: некоторые из них, как, например, гербарий в Томске или Ташкенте, некогда играли большую роль как региональные Гербарии. В настоящее время они уже не могут конкурировать с новыми академическими Гербариями и перспективы их развития неопределенные. Все эти вопросы так или иначе поставлены Скворцовым и ожидают своего обсуждения и решения.

Тенденция к организации ботанических исследований на географической основе ясно обозначилась на происходившем в г. Оше (КиргССР) 5—7 IX 1979 Региональном совещании по охране растительного мира и рациональному использованию естественных растительных ресурсов республик Средней Азии и Казахстана. На совещании, в частности, было решено составить Региональную книгу охраны природы («Красную книгу») для всей названной территории, а также создать объединенные межреспубликанские бригады специалистов, работающих по однородной тематике — в порядке организации фундаментальных ботанических исследований.

В заключение нам хотелось бы еще раз сказать о рецензируемой книге как о весьма ценном произведении, открывающем новый этап в развитии гербарного дела в нашей стране.

ЛИТЕРАТУРА

Губанов А. И. (1978). *А. К. Скворцов.* Гербарий. Бюл. МОИП, 83. — Краснова Л. Н., А. И. Кузьмичев. (1979). *А. К. Скворцов.* Гербарий. Пособие по методике и технике. Бот. ж., 64, 1. — Скворцов А. К. (1977). Гербарий. Пособие по методике и технике. «Наука». М.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 IV 1979.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92:581.9(47+57)

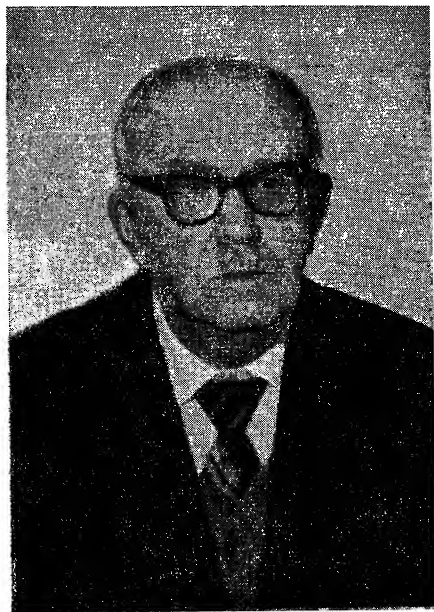
ЕВГЕНИЙ МИХАЙЛОВИЧ ЛАВРЕНКО

(к 80-летию со дня рождения и 60-летию научной деятельности)

R. V. KAMELIN, T. I. ISACHENKO, Z. V. KARAMYSHEVA. EUGENYI MICHAILOVICH LAVRENKO

(TOWARDS 80th BIRTHDAY AND 60th ANNIVERSARY OF SCIENTIFIC ACTIVITY)

Академику Евгению Михайловичу Лавренко — выдающемуся советскому биологу-геоботанику и ботанико-географу, с чьим именем неразрывно связаны успехи советской ботаники (и прежде всего геоботаники) за последние 40 лет и ее заслуженный авторитет в мировой науке, главе ленинградской школы картографов растительного покрова, одному из лучших знатоков растительного мира аридных стран, почетному президенту Всесоюзного ботанического общества — исполнилось 80 лет.



Е. М. Лавренко родился в 1900 г. в г. Чугуеве Харьковской обл. Е. М. рано определил свое призвание как естествоиспытателя. Этому способствовало общение в период учебы в гимназии с таким блестящим биологом, как профессор В. И. Талиев, который содействовал и публикации первой научной работы Е. М. по флоре Харьковского уезда. Участие в работе Харьковского общества любителей природы, основанного В. И. Талиевым, дружба с известными, тогда еще молодыми украинскими ботаниками М. В. Клоковым и М. И. Котовым, а затем занятия в Харьковском университете и аспирантура стали хорошей школой для Е. М.

Выдающийся талант научного исследователя в сочетании с исключительным трудолюбием и широтой интересов (систематика, ботаническая география, почвоведение, охрана природы) быстро выдвинули Е. М. в ряды крупнейших и авторитетнейших ботаников Украины. В 31 год — он уже профессор кафедры ботаники Харьковского сельскохозяйственного института, а затем и Харьковского университета, автор широко известных работ по флоре и растительности Украины, один из редакторов готовящейся первой сводки по флоре Украины. В 1934 г. он приглашается в Ботанический институт АН СССР, в Отделе геоботаники которого Е. М. работает и поныне. В 1935 г. за выдающиеся научные труды в области изучения растительности Украины и истории растительности СССР Е. М. без за

щиты диссертации присуждается ученая степень доктора биологических наук.

Круг научных интересов и география исследований Е. М. в эти годы интенсивно растут. Он — один из активнейших авторов фундаментальной сводки «Растительность СССР» (1938, 1940), для которой им написан крупный раздел «Степи СССР» и блестящий очерк «История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений»; один из авторов и редактор обзорных карт растительности СССР и европейской части СССР, крупный знаток систематики злаков, выполнивший обработки для «Флоры СССР» и «Флори УРСР».

В годы войны наряду с работами по прикладной тематике Е. М. продолжает интенсивно разрабатывать вопросы теории геоботаники, ботанико-географического районирования и исторической географии растений, намечает обширную программу теоретических и практических исследований в области геоботаники. В 1946 г. Е. М. избирается членом-корреспондентом АН СССР, и с этого момента наряду с интенсивной научной работой он активно занимается научно-организационной и общественной деятельностью.

Он руководит геоботанической частью таких жизненно важных для развития народного хозяйства страны научных исследований, как Экспедиция по полезащитному лесоразведению АН СССР (1949—1952 гг.), Монгольская сельскохозяйственная экспедиция АН СССР (1950—1952 гг.), особая комплексная экспедиция по землям нового сельскохозяйственного освоения Совета по изучению производительных сил АН СССР (1954—1955 гг.), а затем — Биокомплексная экспедиция Ботанического и Зоологического институтов АН СССР в Центральном Казахстане (1957—1962 гг.) и др. В эти же годы выходят в свет одно из любимых детищ Е. М. — коллективный труд «Геоботаническое районирование СССР», важнейшие работы по ботанико-географическому районированию Палеарктики, по изучению возраста ботанических областей внетропической Евразии, по географии, динамике и истории степей Евразии, а затем и сводки, обобщающие результаты работ по растительности различных регионов Центральной и Восточной Азии, изучаемой Е. М. во время многократных экспедиций в МНР и КНР. Огромный материал, собранный в различных районах аридных стран Евразии в начале 1960-х годов, был обобщен Е. М. в серии работ по ботанической географии аридных стран, и прежде всего в монографии «Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки» (1962), удостоенной премии АН СССР им. В. Л. Комарова. В этом труде дан глубокий синтез знаний по растительному покрову пустынь и предложено оригинальное районирование этих территорий, развитое в дальнейшем еще в ряде работ по растительному покрову Средней и Центральной Азии, а также степной области Евразии. За выдающиеся заслуги в развитии геоботаники и ботанической географии в СССР и активную научно-организационную деятельность (с 1963 г. Е. М. был избран Президентом Всесоюзного ботанического общества, а с 1966 по 1979 г. он — главный редактор ведущего органа ботаников СССР — «Ботанического журнала») Е. М. избран в 1968 г. действительным членом АН СССР.

Наряду с созданием ряда итоговых сводок по растительному покрову аридных стран увеличивается число программно-методических разработок, выполненных Е. М. по самым различным разделам геоботаники и биогеоценологии, а также по охране растительного мира СССР. Продолжается и разноплановое подведение итогов исследований в Центральной Азии (особенно в МНР). Много труда и энергии Е. М. вкладывает в это время в организацию работ, проводимых лабораторией географии и картографии растительности БИН АН СССР, где им создается деятельный коллектив из единомышленников, в основном из его учеников, оригинально работающих как в области картографии растительности и ботанико-географического районирования, так и по классификации растительности.

Большим вкладом Е. М. Лавренко в теоретическую ботанику являются его работы по теории ботанико-географического районирования. Ученик крупнейшего географа-степеведа Г. Н. Высоцкого, увлеченный идеями В. И. Вернадского, Е. М. с полным правом может считаться последователем школы В. В. Докучаева.

Е. М. понимает геоботанику как обширную синтезирующую отрасль научных знаний, в самом широком плане изучающую взаимоотношения растительности и условий ее существования, науку, предметом которой являются флора и растительность в их единстве, определяемые Е. М. как растительный покров, который он всегда стремился исследовать в его историческом развитии в связи с изменениями косной среды обитания в целом и отдельных ее компонентов. Именно осознание этого глубокого единства флоры и растительности и определяет подход Е. М. к ботанико-географическому районированию как к синтезу всех данных по биологии, экологии и географии видов и фитоценозов, по истории видов, ценозов и флор в связи с генезисом косных элементов ландшафтов. Поэтому подход Е. М. к ботанико-географическому районированию является и строго географическим, и одновременно биологическим. Он позволяет Е. М. строить оригинальные, глубоко обоснованные (и наиболее приближающиеся к идеальным системам по всем составляющим их компонентам природной среды) схемы ботанико-географического районирования Палеарктики и особенно аридных регионов Евразии. Наиболее полно развиты принципы и методы такого районирования в коллективном труде под редакцией Е. М. Лавренко «Геоботаническое районирование СССР» (1947), в серии работ по ботанико-географическому расчленению Палеарктики (1948, 1950, 1960) и в серии карт для 2-го издания Большой Советской Энциклопедии, а также в монографии «Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки» (1962). Принципы вычленения основных единиц районирования в этих работах едины и включают в себя как флористические (анализ эндемизма, в том числе серийного эндемизма эдификаторов растительного покрова, анализ флорогенетических элементов), так и фитоценотические признаки (господство зональных типов растительности на плакорах, смены зональных вариантов ценозов на плакорах в широтном ряду, типы вертикальной поясности растительности и т. д.). Именно единство признаков, положенных в основу схем районирования, придало очень высокую степень достоверности и сравнимости регионов, надежности определения их границ и обеспечило широкое признание этих схем у ботанико-географов.

Районирование территории Палеарктики, выполненное Е. М., обосновывает вычленение на этой территории 10 ботанико-географических областей: двум из них — Евразиатской степной и Афро-Азиатской (Сахаро-Гобийской) пустынной областям — Е. М. дал подробную характеристику, разработал и детально обосновал их провинциальное и подпровинциальное разделение. Выделы районирования Е. М. всегда старается подтвердить возможно более полной совокупностью фактов и поэтому нередко специально выполняет для этой цели оригинальные исследования типов ареалов отдельных характерных видов, серийных смен эдификаторов в связи с зональным положением территорий и разработкой узловых вопросов истории растительного покрова отдельных регионов.

К районированию Евразиатской степной области Е. М. возвращался неоднократно (1947, 1968, 1970; Исаченко, Лавренко, 1976), постоянно уточняя провинциальные и подпровинциальные рубежи, используя при этом результаты новейших флористических обработок и вновь опубликованные сведения по растительности отдельных регионов.[1]

В последние годы Е. М. обращает внимание на существование наряду с зональными особых долготных хорологических (пространственных) закономерностей растительного покрова, связанных с нарастанием конти-

---

[1] Раздел «Степи», написанный Е. М. Лавренко для коллективной монографии «Растительность европейской части СССР», находится в печати.

нентальности от приокеанических окраин материка к его внутренним частям. Выделяя на территории внетропической Евразии 7 долготных «систем зон и подзон (вернее их отрезков)», Е. М. в связи с изучением растительности МНР подробнее останавливается на характеристике Восточно-сибирско-Центральноазиатской зонально-долготной системы, отмечая некоторые уникальные, неповторимые черты ее природы и растительности («О растительности степей и пустынь Монгольской Народной Республики». Проблемы освоения пустынь. 1978, вып. I).

Важным направлением научной деятельности Е. М. является картирование растительности, которое он всегда рассматривал как один из наиболее выразительных и глубоко научных методов познания и отражения закономерностей географии растительного покрова. Всем известны составленные под его руководством и при его участии многочисленные региональные геоботанические карты (Украины, Северного Казахстана, Средней Азии, европейской части СССР и др.), обзорные карты на территорию СССР, отдельных материков и всего мира.

Являясь сторонником широкого ботанико-географического подхода к изучению растительного покрова и рассматривая растительность и флору в неразрывной связи, Е. М. последовательно углубляет и расширяет содержание карт растительности за счет использования данных о географии видов, слагающих растительные сообщества. На разных этапах картирования это осуществлялось по-разному (с помощью создания дополнительных карт ареалов основных видов или путем углубления содержания легенды к карте). Наиболее же полно этот принцип был воплощен при составлении последней обзорной «Карты растительности европейской части СССР» (Грибова и др., 1975) и в монографии «Растительность европейской части СССР». В этих работах были обобщены и синтезированы наряду с данными по растительности все имеющиеся сведения по географии доминирующих, характерных и индикаторных видов и типам их ареалов. Все это было широко использовано при разработке содержания легенды к карте, структуры легенды, взаимосогласования системы типологии со схемой ботанико-географического районирования, а также в монографии при описании и характеристике подразделений растительного покрова разных зон. В этих сводках непосредственно перу Е. М. принадлежат разделы по степям и растительности обнажений в степной зоне. Это позволило показать на карте и в монографии целый ряд интересных ботанико-географических закономерностей, раскрывающих одну из новых граней в познании растительного покрова.

И в области истории и исторической географии растительного мира Е. М. является одним из авторитетнейших советских ботаников. Еще в молодости он много занимался вопросами генезиса лесных (особенно неморальных) элементов во флорах Украины, Евразиатской степной области в целом (ему принадлежит одна из первых и важнейших работ в этом плане «О центрах консервации третичных лесных реликтов между Карпатами и Алтаем», 1927, 1930). В дальнейшем он не раз возвращался к этой проблеме, исследуя вопрос о положении лесной части Кавказа в системе ботанико-географического районирования Палеарктики (1958), о термофильных лесных реликтах на Русской равнине (1958), Южном Урале и в Сибири (1967). Много занимался Е. М. и историей бореальных элементов в аридных областях. Но особое значение имеют основополагающие работы Е. М. по генезису флоры Евразиатских степей (1933, 1942, 1954 и др.) и пустынь Евразии и Северной Африки (1951, 1962), в результате которых делаются важные обобщения о генетической принадлежности степей Евразии к Древнему Средиземью и о преобладающей роли в сложении флоры пустынь древних ксерофитных элементов. Огромную роль в свое время сыграл сжатый очерк истории флоры и растительности СССР, написанный Е. М. еще в 1938 г., где были охарактеризованы основные центры развития флоры СССР, важнейшие рефугиумы реликтов в пределах СССР и поэтапно реконструирована позднетретично-четвертичная история растительного покрова на территории СССР по данным

современного распространения растений и в связи с генезисом ландшафтов.

Подход к ботанико-географическому районированию как к синтезу знаний о растительном покрове в неразрывной связи с остальными компонентами живой и косной природы, широкое понимание задач геоботаники не могли не привести Е. М. к общим вопросам взаимодействия живой и косной природы, к развитию идей В. И. Вернадского о биосфере (1945, 1949). Исходя из широкого понимания биосферы, данного В. И. Вернадским, Е. М. предложил выделить из «области концентрации жизни» (по В. И. Вернадскому) особую оболочку, назвав ее фитогеосферой. Для этого биокосного образования элементарной единицей расчленения и является, как это впервые показал Е. М., биогеоценоз в смысле В. Н. Сукачева. В ряде более поздних работ Е. М. неоднократно возвращался к уточнению понятий о фитогеосфере и биогеоценозе (1963, 1964, 1965, 1968, 1971, 1972). В важной работе «Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова» (1964) — одной из первых ботанических работ, использующих системный подход к проблеме организации и происхождения жизни — Е. М. обосновал выделение двух высших уровней организации биоты: биоценотического и биостроматического, понимая под биостромой современный «слой живого вещества» планеты, по Вернадскому, и выделяя в нем слой живого вещества растений — фитострому. Разработка узловых проблем биогеоценологии привела Е. М. и к постановке вопросов количественной оценки продуктивности растений и фитоценозов (1955, 1967), а также вопросов теории и практики охраны растительного мира. Е. М. еще в молодости практически занимался охраной памятников природы будучи инспектором Харьковской краевой комиссии по охране памятников культуры и природы, поэтому не случайно, что он и впоследствии принимал активнейшее участие во всех крупных начинаниях биологов по охране природы (создание проекта географической сети заповедников СССР, организация охраны ботанических объектов, разработка проблем охраны генофонда растительного мира СССР и охраны редких и исчезающих видов растений).

Важное место в обширном круге проблем, интересующих Е. М., занимает изучение экобиоморф, которые трактуются Е. М. в широком биологическом аспекте как адаптационные системы, эколого-физиологические и анатомо-морфологические свойства которых обусловлены приспособлениями к основным факторам среды.

Понятие об экобиоморфах развивается Е. М. как в применении к классификации растительности (особенно при обособлении основных типов растительности, имеющих ландшафтное значение), так и при проведении ботанико-географического районирования. Господство на плакорах сообществ, эдификаторную роль в которых выполняют определенные экобиоморфы, является одним из основных критериев выделения ботанико-географических областей на территории Палеарктики.

Комплексные (синтетические) исследования экобиоморф — основных ценозообразователей сообществ аридных и субаридных регионов — были начаты по инициативе Е. М. в конце 50—начале 60-х годов в Казахстане (их результаты обобщены в 3-томной монографии «Биокомплексные исследования в Центральном Казахстане», изданной под редакцией Е. М. Лавренко, А. А. Юнатова и Л. В. Арнольди), а с начала 70-х годов — на территории МНР по программе работ Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции, научным руководителем которой Е. М. является и в настоящее время.

Исследования в МНР, проводимые уже в течение 10 лет на полустационарах в наиболее типичных для степей и пустынь Центральной Азии ценозах и обобщенные в регулярно публикуемых сборниках и монографиях, особенно интересны. По глубине и разносторонности познания биологических компонентов в их взаимосвязи и динамике, в увязке с факторами внешней среды они приближаются к настоящим биогеоценотическим исследованиям, необходимость постановки которых так активно отстаивал

Е. М. Ценность этих работ возрастает в связи с одновременно выполненными многочисленными маршрутными работами с широкой программой исследований как растительного покрова МНР, так и компонентов физико-географической среды.

Многогранную деятельность Е. М. невозможно охарактеризовать хотя бы кратко, не упомянув о его работах по истории ботаники. Им опубликовано около 50 работ — в основном обзоров жизни и деятельности отечественных ботаников, и прежде всего геоботаников, причем к оценке научной деятельности некоторых наших выдающихся геоботаников Е. М. возвращался неоднократно, всякий раз открывая в их трудах какие-то новые грани творчества. Показательны в этом отношении работы, посвященные роли В. Н. Сукачева в развитии ботаники и лесоведения, завершившиеся выходом в свет академического издания трудов В. Н. Сукачева, одним из редакторов которого является Е. М. Лавренко.

Обаятельная личность самого Е. М. прежде всего раскрывается в его особом живом участии и внимании к научному творчеству каждого сколько-нибудь интересного человека, именно поэтому так много времени и труда Е. М. отдал публикациям в разделе «персоналии», именно поэтому он был и желанным (доброжелательным и всегда полезным) редактором столь многочисленных ботанических сочинений, не говоря уже о сотнях статей, редактируемых им в последней инстанции в нашем ведущем печатном органе — «Ботаническом журнале», руководителем которого Е. М. был 13 лет.

Пожелаем Евгению Михайловичу здоровья и бодрости, продолжения активной творческой деятельности и дальнейшего развития его идей в трудах последователей и учеников.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Е. М. ЛАВРЕНКО[1]

1973. Бореальная растительность Лиманской группы болот и озер в долине Среднего Донца. В кн.: Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л., «Наука» : 125—155.

Всесоюзное ботаническое общество. Изв. Бот. инст. Бълг. АН, кн. 23 : 5—13. (Совместно с В. А. Алексеевым).

1974. Материалы к изучению географии и фитоценологии растений Центральной Азии. 2. Степной малолетник северной части Центральной Азии *Artemisia pectinata* Pall. Бот. журн., 59, 12 : 1760—1766. (Совместно с И. Ю. Сумериной).

1975. Ботанический институт АН СССР в первый год Великой Отечественной войны. (Памяти погибших товарищей-ботаников в войне 1941—1945 гг.). Бот. журн., 60, 12 : 1796—1813.

К 70-летию Тихона Александровича Работнова. Бот. журн., 60, 9 : 1371—1384. (Совместно с И. А. Губановым, В. Н. Тихомировым).

Научная, организационная, педагогическая и общественная деятельность В. Н. Сукачева. В кн.: Сукачев В. Н. Избр. тр. Т. 3. Проблемы фитоценологии. Л., «Наука» : 480—494. (Совместно с В. Д. Александровой).

Растительность европейской части СССР и Закавказья. (Проект легенды обзорной «Карты растительности европейской части СССР»). В кн.: Геоботаническое картографирование 1975. Л., «Наука» : 3—58. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко, В. В. Липатовой, Н. П. Литвиновой, И. Т. Федоровой, Т. К. Юрковской).

Чему научит такое учебное пособие? Рец. на кн.: Фурман А. Е. Диалектическая концепция развития в современной биологии. М., «Высш. школа». Коммунист, 10 : 126—128. (Совместно с А. Кнорре).

Eurasian steppe region and its botanical-geographical regionalization. В кн.: Тез. докл., представленных XII Международному ботаническому конгрессу 3—10 июля 1975. Т. I. Л., «Наука» : 156. (Совместно с З. В. Карамышевой, Е. И. Рачковской).

Systematization of Vegetation Subdivisions of Eastern Europe and Transcaucasus for Mapping Purposes. В кн.: Тез. докл., представленных XII Международному ботаническому конгрессу 3—10 июля 1975. Т. 1. Л., «Наука» : 147. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко).

[*Рец.*]. Важное дополнение к «Флоре СССР» (Черепанов С. К. Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л., «Наука», 1973. Бюл. МОИП, отд. биол., 80, 2 : 152—155. (Совместно с А. И. Галушко, Н. А. Миняевым, В. Н. Тихомировым).

---

[1] Настоящий список включает работы, опубликованные в 1974—1979 гг. и работы 1973 г., не учтенные в кн.: Евгений Михайлович Лавренко. Библиография ученых СССР. М., «Наука», 1974. — Список составила И. И. Паянская-Гвоздева.

1976. Геоботаническое картографирование в СССР. VIII Международная картографическая конференция. Москва, СССР, 3—10 августа 1976. М. : 1—10. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко, Т. К. Юрковской).

Зональное и провинциальное ботанико-географическое разделение европейской части СССР. Изв. ВГО, 108, 6 : 469—483. (Совместно с Т. И. Исаченко).

О некоторых современных задачах биогеоценологических исследований. В кн.: Современное состояние и перспективы развития биогеоценологических исследований. Петрозаводск : 4—13.

Предисловие. В кн.: Биокомплексные исследования в Казахстане. Ч. 3. Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. Л., «Наука» : 5—6.

Систематизация подразделений растительности Восточной Европы и Закавказья в целях картографирования. В кн.: Геоботаническое картографирование 1976. Л., «Наука» : 36—44. (Совместно с С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко).

1977. Материалы к изучению географии и фитоценологии растений Центральной Азии. 3. Северогобийский полукустарничек *Artemisia caespitosa* Ledeb. как индикатор полосы пустынных степей. В кн.: Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики. Т. 7. Растительный и животный мир Монголии. Л., «Наука» : 27—45. (Совместно с И. Ю. Сумериной).

Основные результаты работ Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции в 1970—1974 гг. Тр. Инст. бот. АН МНР, 2 : 3—17.

[*На обложке 1976*]. Предисловие. В кн.: Юнатов А. А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Улан-Батор : 3—6. (На монгол. яз.).

Растительный покров. БСЭ. Изд. 3-е. Т. 24. Кн. 2. Союз Советских Социалистических республик. М., «Советская энциклопедия» : 54—56.

1978. О растительности степей и пустынь Монгольской Народной Республики. Проблемы освоения пустынь, 1 : 3—19.

Основные направления научной деятельности В. Н. Сукачева. Природа, 7 : 73—81.

1979. Современные карты растительности и их значение для сельского хозяйства. Изв. АН СССР, сер. биол., 6 : 805—817. (Совместно с Т. И. Исаченко, С. А. Грибовой).

[*Рец.*]. Прокудин Ю. Н., А. Г. Вовк, О. А. Петров, Е. Д. Ермоленко, Ю. В. Верниченко. Злаки Украины. Киев, «Наукова Думка», 1977. Бот. журн., 64, 6 : 895—901.

[*Рец.*]. Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., «Наука», 1976. Бот. журн., 64, 2 : 296—301.

РАБОТЫ, ИЗДАННЫЕ ПОД РЕДАКЦИЕЙ Е. М. ЛАВРЕНКО

1973. Проблемы биогеоценологии. М., «Наука» : 1—232. (Совместно с Т. А. Работновым).

Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л., «Наука» : 1—308. (Совместно с Н. В. Дылисом, О. В. Заленским, В. Г. Карповым, Л. Е. Родиным, Б. А. Тихомировым).

Сукачев В. Н. Избр. тр. Т. 2. Проблемы болотоведения, палеоботаники и палеогеографии. Л., «Наука» : 1—352.

1974. Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики.[2] Т. 5. Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. Л., «Наука» : 1—178.

1975. Сукачев В. Н. Избр. тр. Т. 3. Проблемы фитоценологии. Л., «Наука» : 1—543.

1976. Биокомплексные исследования в Казахстане. Ч. 3. Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. Л., «Наука» : 1—292.

Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики. Т. 8. Структура и динамика основных экосистем МНР. Л., «Наука» : 1—200. (Совместно с Е. И. Рачковской).

Полевая геоботаника. Т. 5. Л., «Наука» : 1—320.

1977. Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной республики. Т. 9. Растительный и животный мир Монголии. Л., «Наука» : 1—259.

Р. В. Камелин, Т. И. Исаченко, З. В. Карамышева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 XII 1979.

---

[2] Е. М. Лавренко является главным редактором всей серии «Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики». В данном списке упоминаются лишь те тома, где он является ответственным редактором.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58 (47+57)

Ainsworth G. C. Introduction to the history of mycology. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1976. XII, 359 p., ill. (**Дж. Эйнсуорт.** Введение в историю микологии, 1976)

D. V. LEBEDEV. (*A REVIEW*)

История микологии разработана до сих пор недостаточно. Большинство публикаций, посвященных этому разделу ботанической историографии, носит частный характер — они касаются развития микологических исследований в какой-либо одной стране или определенного периода. Обобщающие работы представлены небольшими историческими главами в курсах микологии или соответствующими параграфами в немногочисленных книгах по общей истории ботаники. Имеются, кроме того, ценные библиографические указатели микологической литературы и биографии отдельных ученых, но они представляют собой только материалы для историографии.

Наиболее основательная попытка дать общий очерк развития микологии была предпринята нашим выдающимся микологом и фитопатологом А. А. Ячевским. Она осуществлена им в вышедшей посмертно в 1933 г. под редакцией Н. А. Наумова работе «Основы микологии». В этой уникальной книге истории отведены две главы. В главе «Исторические данные» (с. 13—101) представлен общий очерк развития микологии (с. 13—64), доведенный до А. Де Бари включительно, и очерки эволюции отдельных микологических дисциплин (с. 64—101). Здесь почти ничего не говорится о работах наших соотечественников, но им посвящена вторая глава «Русская микология» (с. 102—148). Вместе с обширным списком литературы, относящейся к этим главам (с. 852—956), исторический раздел «Основ» занимает 241 страницу очень убористого текста.

Эти главы, несмотря на столько лет, прошедших после их написания, и сейчас являются ценнейшим источником по истории мировой и отечественной микологии. Они не только насыщены огромным фактическим материалом, но содержат ряд важных обобщений, характеризуют некоторые основные закономерности исторического развития этой науки на разных этапах. Особое внимание автор уделил истории систематики и обзору различных систем грибов. Значительно слабее освещена история изучения их физиологии и биохимии, и, естественно, почти ничего не говорится о генетическом разделе микологии, развитие которой относится к последним десятилетиям.

Если труд А. А. Ячевского сохранил свою научную ценность до настоящего времени, то предисловие к нему «От издательства» (с. 9) представляет исключительно исторический интерес. В нем автор книги назван «представителем буржуазной историографии», отрывающей в науке «теоретическое» от «практического», фитопатологию от микологии, теорию от практики. . . Читая сейчас исторические главы «Основ», ясно видишь, насколько несправедлива и тенденциозна такая оценка.

Мы вспоминаем о вкладе одного из виднейших отечественных ботаников в историографию микологии в связи с выходом в свет первой монографии, посвященной этому вопросу. Она принадлежит известному англий-

скому ученому, бывшему много лет директором Микологического института Содружества в Кью, Джеффри Эйнсуорту. Автор ее поставил перед собой задачу написать компактную и в то же время достаточно документированную книгу, рассчитанную не только на специалистов микологов, но и на более широкий круг читателей, интересующихся историей биологии. Поэтому она должна быть освобождена от несущественных, по его мнению, деталей и написана простым и ясным языком.

Книга посвящена двум предшественникам автора: Артуру Баллеру (1874—1944), неопубликованная рукопись которого по истории микологии в большей своей части была им использована, и Джону Рэмсботтому (1885—1974), с которым Эйнсуорт обсуждал многие вопросы в процессе написания своего труда.

Дж. Эйнсуорт отказался от построения «Введения. . .» в строго хронологическом порядке. В краткой вводной главе (с. 1—11) указаны лишь некоторые этапные моменты в развитии микологии и охарактеризованы основные факторы, определяющие ее прогресс. На первое место поставлено многообразное значение грибов для человека (это обстоятельство неоднократно подчеркивается в дальнейшем при анализе конкретных проблем), затем отмечается влияние на развитие микологии успехов в других биологических дисциплинах (эволюционное учение, биохимия, генетика, иммунология и др.) и, наконец, совершенствование форм и методов организации микологических исследований, в частности их прогрессирующая профессионализация (долгое время в этой области ведущая роль принадлежала микологам-любителям). Заслуживают внимания приводимые данные об увеличении доли коллективных публикаций. Если до 1910 г. (по материалам библиографической сводки Г. Линдау и П. Сидова) среднее число авторов одной работы было равно 1.05, то на 1974 г. для работ по систематике грибов оно составляло 1.5, для публикаций по фитопатологии — 1.9, а по медицинской микологии — 2.5.

Дальнейшее изложение материала идет по главам, посвященным отдельным направлениям микологии. Главы эти таковы: «Происхождение грибов и их статус» (с. 12—34), «Форма и структура» (35—81), «Культура и питание» (82—113), «Сексуальность, цитология и генетика» (114—139), «Патогенность» (140—182), «Ядовитые, галлюциногенные и аллергенные грибы» (183—204), «Использование грибов» (205—224), «Распространение грибов» (225—240), «Классификация» (241—269), «Организация микологии» (270—295).

Мы не будем детально излагать содержание всех этих глав, но на некоторых моментах следует остановиться.

В главе «Происхождение грибов и их статус» показано, как нелегко складывалось представление о том, что грибы не являются продуктом постоянно идущего процесса самозарождения, а происходят от грибов же, причем того же самого вида. Изложена также история противоречивых взглядов на то, к какому царству их относить, названо имя Н. Неккера, впервые в 1783 г. выделившего их в особое царство органического мира — *Regnum mesymale*. Эта точка зрения, как известно, становится сейчас все более распространенной.

Глава «Форма и структура» содержит сведения не только по истории изучения макро- и микроморфологии грибов, но и по развитию представлений о морфогенезе, изучаемом на четырех уровнях: морфологическом, физиологическом, генетическом и химическом. Несомненный интерес представляет содержащаяся здесь краткая история микологической иконографии.

В главе «Культура и питание» подчеркнуто значение, особенно на первых этапах развития физиологии грибов, работ, связанных с разрушением древесины. Эта проблема была исключительно важной для английского морского флота, и исследования поэтому финансировались Адмиралтейством. Здесь же рассмотрены вопросы паразитизма и сапрофитизма, проблема микоризы, история изучения метаболизма у грибов. Но вряд ли

оправдано помещение в эту главу раздела, посвященного истории изучения лишайников.

Интереснейшая история генетики грибов изложена в главе «Сексуальность, цитология и генетика» слишком сжато. Но автор считает, что ей место скорее в историографии генетики, а не в его книге.

В главе «Патогенность» 40% места отведено истории изучения грибов как возбудителей болезней человека и животных, т. е. вопросу, менее знакомому ботаникам, традиционно связывающим микологию с фитопатологией. Но это не помешало автору достаточно полно рассмотреть развитие представлений о взаимоотношеиях между растениями-хозяевами и паразитирующими грибами, о физиологии паразитизма, а также историю фунгицидов.

Большой интерес в главе «Ядовитые, галлюциногенные и аллергенные грибы» представляет раздел, посвященный изучению микотоксикозов сельскохозяйственных животных. Кстати, это единственное место, в котором подчеркнуты заслуги советских ученых. Проблема галлюциногенных грибов — одна из наиболее новых в микологии и в то же время вызывающая острое любопытство не только ученых-микологов. Ей отведено автором три страницы.

В главе «Использование грибов» прежде всего рассмотрено значение их в питании человека — как непосредственного пищевого продукта и как обязательного участника процесса ферментации. В разделе, посвященном использованию грибов в медицине, основное внимание уделено, естественно, истории антибиотиков, изложенной в той трактовке, которую она получила в последнее время. Рассказано также об истории применения грибов в производстве органических кислот, получении жиров, ферментов и стероидов.

Разочаровывает глава «Распространение грибов». Она делится на две части: географическую и экологическую. Часть, посвященная географии грибов, сводится в основном к перечислению различных флористических работ, причем из русских публикаций указана только одна — изданная в 1836 г. работа И. Вейнмана о гастромицетах и гименомицетах России. А в экологической части речь идет только об изучении почвенных и водных грибов, грибов пещер, шахт и подвалов и об ассоциациях грибов с насекомыми и другими беспозвоночными. Здесь же почему-то нашел место подраздел, посвященный истории изучения миксомицетов, начинающийся словами: «вероятно, допустимо рассматривать миксомицетов как экологическую группу». В то же время нет ни слова о таком важном направлении современной экологии и микологии, как изучение грибов в экосистемах, их фитоценотической роли. Уместно напомнить, что в «Основах микологии» А. А. Ячевского имеется интереснейшая глава «Микогеография и грибные сообщества», занимающая 159 страниц и свидетельствующая о том внимании, которое уже тогда уделялось этим вопросам. Видимо, историку микологии можно было бы написать значительно больше в данной главе.

Глава «Классификация» помещена автором в конце книги на том основании, что систематика грибов, хотя и является старейшей отраслью микологии, должна учитывать весь комплекс признаков, служить как бы кульминационным пунктом микологических исследований. Периодизация истории таксономии грибов, принятая Дж. Эйнсуортом, не учитывает последнее столетие, но, как известно, чем ближе к современности, тем труднее проводить границы периодов. Намечены следующие периоды: до Линнея; К. Линней (при этом оговаривается, что его вклад в развитие систематики грибов ничтожен); после Линнея; Х. Г. Персон; Э. М. Фриз. Современным тенденциям в таксономии отведена всего одна страница.

Существенной положительной особенностью книги является помещение в ней главы «Организация микологии», в которой рассмотрены вопросы, довольно часто забываемые историками науки. Здесь прежде всего представлен краткий очерк развития микологической литературы от двух публикаций за весь XVI век до более чем 8000 работ, публикуемых ныне

ежегодно. Особо выделена роль всевозможных руководств и сводок, трактуемых как средство организовать, привести в обозримый порядок литературу по микологии. Интересные сведения сообщаются о специальных журналах, но они ограничиваются изданиями, которые начали выходить до 50-х годов. Поэтому среди них не упомянута советская «Микология и фитопатология», издаваемая с 1967 г. Здесь стоит привести одно не столь существенное, но весьма любопытное соображение автора. Он пишет, что члены микологических обществ, как правило, получают их периодические издания по сниженным ценам, а после выхода на пенсию могут выгодно продать их. . .

В этой главе обстоятельно рассматривается история источников вторичной информации по микологии (библиографические указатели, реферативные журналы, номенклатурные справочники). Здесь вкратце рассказывается об истории преподавания микологии в высшей школе, о микологических обществах, гербариях грибов и коллекциях культур. Заключают главу страницы, посвященные правилам номенклатуры.

Система расположения материала, принятая Дж. Эйнсуортом, имеет свои достоинства, так как читатель, обращаясь к одной из глав, может сразу познакомиться с развитием исследований в интересующем его разделе микологии с древнейших времен до настоящего времени. Но при этом неизбежно теряется общая линия развития науки, затушевываются связи между разными направлениями исследований, появляются трудно устранимые повторения. Гораздо сложнее получить представление о роли того или иного ученого в развитии науки в целом, особенно при широком диапазоне его научных интересов. Автор книги, правда, дает многим из них хотя и очень сжатые, но порой довольно яркие характеристики, но это не спасает положения, тем более что место для биографических справок выбирается достаточно произвольно. Например, характеристика деятельности А. Де Бари помещена только в самом конце книги. Надо отметить, что в целом построение исторического очерка в книге А. А. Ячевского было гораздо удачнее, хотя, как уже отмечалось нами, общая часть у него заканчивается, к сожалению, А. Де Бари.

Мы уже отмечали выше еще один очень существенный недостаток «Введения. . .» — неоправданное распределение по главам разделов, посвященных истории изучения лишайников и миксомицетов.

Дж. Эйнсуорт, сознавая (хотя, как нам кажется, и не в полной мере) недостатки принятого им способа распределения материала, решил преодолеть их в разделе «Хронология и библиография» (с. 308—337). Здесь в хронологическом порядке расположены краткие, но вполне достаточные для разыскания публикаций описания 722 работ с 1491 по 1974 г., имеющих важное значение в истории микологии и цитируемых в книге. Они распределяются по векам следующим образом: XV в. — 1, XVI в. — 10, XVII в. — 16, XVIII в. — 67, XIX в. — 249, XX в. — 379. Те работы, которые относятся к источникам вторичной информации, включая труды по истории микологии, а также руководства и сводки, содержащие историографические разделы, отмечены звездочками. Их доля значительно возрастает, начиная с 1950 г. Это обстоятельство иллюстрирует справедливый тезис автора, гласящий, что труднее всего писать историю науки за последние годы, ближайшие к нам. Поток первичной информации становится все менее обозримым, а научным открытиям и теориям, не прошедшим испытания временем, особенно трудно дать объективную оценку.

Конечно, такой хронологический библиографический указатель очень полезен, но он не может ответить на все вопросы, которые возникают при чтении исторического труда, построенного так, как это сделал автор «Введения. . .», в частности остается открытым вопрос о периодизации истории микологии.

Полезным является также помещение в самом начале «Хронологии» перечня историографических работ, использованных автором и включенных в общий список литературы. В этом «Указателе к указателю» помещены публикации по истории ботаники в целом, общей и региональной

микологии, фитопатологии, медицинской и технической микологии, лихенологии, а также по истории медицины вообще, бактериологии и генетики.

Привлекает внимание прекрасное полиграфическое оформление книги. В ней воспроизводятся оригинальные рисунки и отдельные страницы из старых книг, их титульные листы, портреты микологов. Всего помещено 106 иллюстраций, в том числе 19 портретов и три коллективные фотографии.

В завершающем книгу алфавитном указателе (с. 339—349) представлены свыше 1000 фамилий ученых, из них только восемь русских. Это служит убедительным свидетельством незнания автором вклада наших соотечественников в развитие мировой микологии. Еще более неприятное впечатление создается при обращении непосредственно к тексту книги. Тогда выясняется, что С. Н. Виноградский и А. А. Фишер-фон-Вальдгейм упоминаются только в списке учеников А. Де Бари, а классик микологии М. С. Воронин — и в этом списке и еще два раза как соредактор своего учителя при издании «Материалов к морфологии и физиологии грибов». Кроме них, упомянуты также И. А. Вейнман, о чем была речь выше, А. А. Еленкин как создатель представления об эндосапрофитизме, Ф. М. Каменский как исследователь микоризы, Н. Г. Холодный в связи с усовершенствованием им методов изучения почвенной микрофлоры. Из наших современников отмечен только А. К. Саркисов как автор монографии о микотоксикозах (1954). Дж. Эйнсуорт не счел возможным упомянуть даже таких исследователей, как А. А. Ячевский, Х. Я. Гоби, В. Г. Траншель, Л. И. Курсанов, Н. А. Наумов и многих других. Повидимому, ему остался неизвестным труд «Основы микологии» А. А. Ячевского, который должен был бы быть назван одним из первых в перечне историографических источников.

Как в любой научной книге, издаваемой в Англии, и здесь имеется предметный указатель (с. 351—359), что, к сожалению, у нас до сих пор считается необязательным даже в книгах, публикуемых в издательстве «Наука».

Подведем итоги. Несомненно книга Дж. Эйнсуорта представляет большой интерес и к ней будут обращаться все исследователи, занимающиеся историей микологии или просто интересующиеся ею. Но надо помнить, что это только «Введение в историю. . .», к тому же далекое от совершенства, во многом субъективное. Создание подлинной истории микологии — дело будущего, и при работе над ней нельзя пройти мимо опыта советских исследователей, в первую очередь Артура Артуровича Ячевского.

Д. В. Лебедев.

Ленинградский отдел
Института истории естествознания
и техники АН СССР.

Получено 3 II 1979.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.4 (517.3)

W. Hilbig, Z. Schamsran. Beitrag zur Kenntnis der Vegetation im Chovd Aimak (Mongolische Volksrepublik). Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch., Berlin, 17 (1977) 1, S. 35—82. (**В. Хильбиг, Ц. Жамсран.** К познанию растительности Кобдосского аймака (Монгольская Народная Республика), 1977)

R. SH. KASHAPOV, B. M. MIRKIN, L. M. GAREEVA. *V. HILBIG, TS. ZHAMSRAN.* TOWARDS STUDY OF KOBDOSS REGION (MONGOLIA), 1977

Очередной (69) выпуск отчетов Монголо-Германской биологической экспедиции, созданной в 1962 г. как форма содружества университета им. Мартина Лютера (Галле) и Монгольского университета, посвящен

описанию растительности долин рек Булган-Гол и Кобдо. Отчет публикуется как журнальная статья и является продолжением изложения материалов, начатого статьей этих же авторов о флоре района (Hilbig, Schamsran, 1976). Исследования выполнены в июне 1974 г. в подгорных частях рек и были связаны с изучением возможностей расселения центральноазиатского бобра. Авторы понимают долину весьма широко — от подгорных белей с пустынными сообществами до приречных частей, что в целом вполне оправдано, так как влияние аллювиальных режимов в поймах пустынно-степной части МНР крайне слабое и ограничить пойменную часть от непойменной часто бывает очень сложно.

В публикации приведен большой фактический материал и имеются фитоценотические таблицы — 18 списков конкретных описаний (всего 159 описаний) — и 3 синтетические таблицы.

Авторы хорошо информированы о результатах работ советских исследователей в Монголии. Всего в списках литературы 35 работ, в том числе — 16 работ советских авторов.

Результаты обработки геоботанических описаний приведены в двух вариантах. Авторы дают все выполненные описания упорядоченно, в соответствии с принципами флористико-социологического направления. Таблицы выглядят как матрицы, где в столбцах рядом помещены сходные описания, а в строчках — похожие по распределению виды. Таблицы объединяют сообщества на основе физиономического принципа. Эти объединения сплошь и рядом совпадают с традиционным для отечественной фитоценологии пониманием формации (например, чиевники и др.), но иногда оказываются и более широкими физиономическими категориями (злаковники сухих аллювиев), типолого-географическими единицами рангов типов и подтипов растительности (пустыни, полупустыни) и даже эколого-топологическими типами (пятна однолетников и корневищных злаков на илистых аллювиях). Некоторые группы описаний уже в тексте подразделены на сообщества (Gesellschaft), близкие по объему к ассоциации. В тех случаях, когда такое деление отсутствует, таблицы показывают экологическую неоднородность входящих в них описаний порядком расположения строк и столбцов, где хорошо просматриваются группы дифференциальных видов. В заключение работы авторы дают 3 синтетические таблицы постоянства видов в фитоценозах, где на основе выделенных дифференциальных групп крупные типы дробятся на варианты и число единиц возрастает до 25. Однако выполнив аналитический и синтетический этапы обработки, авторы не сочли возможным осуществить третий этап — синтаксономический анализ — и назвали 25 фитоценозов-вариантов весьма произвольно, например: Reaumuria songarica—Nanophyton erinaceum—Gesellschaft (сообщество); Reaumuria songarica—Ausbildung (группировка), Halimodendron halodendron—Gebüsch (кустарники). Более того, синтетические таблицы даны как приложение и фактически не обсуждаются. Такого рода форма публикации результатов обработки для советских ботаников, привыкших устанавливать ассоциации непосредственно в поле (часто по одному описанию), может показаться непривычной, хотя она в целом оправдана. Для синтаксономического анализа необходимо знание растительности смежных территорий, а, как известно, фитоценологические таблицы растительности МНР (тем более для ее долин) за редким исключением ранее не публиковались.

Обсуждение выделенных Хильбигом и Жамсреном единиц представляет интерес для характеристики объектов, исследованных Монголо-Германской биологической экспедицией.

1. Пустыни (Wüste). Уже в тексте подразделены на два сообщества: Reaumuria songarica—Nanophyton erinaceum (долина Булан-Гол) и Anabasis brevifolia (долина Кобдо). Для первого сообщества приведено 6 описаний с числом видов от 4 до 6. Кроме видов, вошедших в название единиц, в трех описаниях встречаются также *Anabasis aphylla*, *A. elatior*, *Eurotia ceratoides*, *Stipa glareosa*. Второе сообщество охарактеризовано на

основании 12 описаний. Вместе с баглуром высокое постоянство показывает ковылек *Stipa glareosa*.

2. Полупустыни (Halbwüste). Внутри этой категории, соответствующей в основном пустынным степям в понимании А. А. Юнатова и Е. М. Лавренко, авторы различают две единицы — кустарниковые полупустыни (22 описания) с постоянными видами *Caragana leucophloea*, *Eurotia ceratoides*, *Oxytropis aciphylla*, *Stipa glareosa* и сообщества Aneurolepidium paboanum (5 описаний) с постоянными видами *Atraphaxis frutescens*, *Artemisia rutifolia*. Последнее сообщество должно рассматриваться как южный вариант сухих степей. Выделено три варианта кустарниковых полупустынь: Oxytropis aciphylla—Caragana leucophloea (9 описаний), Artemisia rutifolia—Caragana leucophloea (12 описаний) и Amygdalus pedunculata—Caragana leucophloea (2 описания).

3. Чиевники Lasiagrostis splendens (12 описаний). Это довольно сборная категория, которая не разделена авторами на варианты, хотя внутри ее несложно выделить две единицы — с *Nitraria sibirica* и с вострецом *Aneurolepidium pseudoagropyrum*. Массовое распространение востреца в Западной Монголии, установленное авторами, — интересный и достаточно новый факт, так как этот вид обычно считают характерным ценозообразователем восточных (дауро-монгольских) степей.

4. Кустарниковые заросли сухих аллювиев (3 описания зарослей *Halimodendron halodendron*) с травяным ярусом лугового типа — *Aneurolepidium pseudoagropyrum*, *Artemisia mongolica*, *Senecio jacobaea*, *Phragmites communis*.

5. Злаковники сухих аллювиев. В этой довольно обширной группе рассмотрены сообщества с доминированием востреца (*Aneurolepidium pseudoagropyrum*, 8 описаний), с доминированием *Calamagrostis pseudophragmites* (2 описания). Вострецовые сообщества, как и чиевники, также выглядят весьма сборной группой, но внутри нее авторы выделили два варианта: более сухие — Dodartia orientalis (с *Glycyrrhiza uralensis*, *Potentilla bifurca*) и более влажные — Polygonum sibiricum (с *Potentilla anserina*).

6. Ивняки (21 описание). Это аморфная в экологическом отношении группа с доминированием *Salix viminalis* (реже *S. triandra*). В травяном ярусе встречаются как степные виды, подобные *Aneurolepidium pseudoagropyrum*, так и прибрежно-водные (*Equisetum fluviatile*) и влажнолуговые (*Agrostis stolonifera*, *Rumex crispus*, *Sium suave*). Авторы обоснованно разделили ивняки на 4 варианта по ступеням увлажнения: Lactuca tatarica, типичный, Agrostis stolonifera, Equisetum fluviatile.

7. Солончаковатые луга. Этот наиболее широко распространенный в долинах и депрессиях Монголии вариант луговой растительности охарактеризован лишь 12 описаниями. Во всех случаях присутствует *Potentilla anserina*. Авторы выделили 2 варианта: Iris lactea (с *Carex duriuscula*, сухие ирисники) и Glaux maritima. Нам представляется, что во втором варианте отдельно нужно было рассмотреть сильносолончаковатые луга с *Suaeda* sp.

8. Крупноосочники, камышовые и тростниковые заросли. Выделено 3 типа: осочники (3 описания с *Carex caespitosa* и *C. dichroa*), камышовые заросли (10 описаний с *Schoenoplectus tabernaemontani* и *Eleocharis palustris*) и сообщества Phragmites communis (18 описаний). Два последних типа также широко варьируют по характеру увлажнения и засоления. В камышовых сообществах выделены варианты Eleocharis palustris и Bolboschoenus maritimus (показатель сильного засоления), а в тростниковых сообществах намечаются группы описаний более сухих мест с *Polygonum hydropiper* и более влажных с *Equisetum fluviatile* и *Carex fusco-vaginata*. Однако в этом случае авторы вариант не выделяют.

9. Сообщества ситняга иглистого и ситника карликового (*Eleocharis acicularis*, *Juncus bufonius*). Выделено 2 варианта: 4 описания с *Eleocharis acicularis* и 3 описания варианта Juncus bufonius—Limosella aquatica.

10. Пятна однолетников и корневищных злаков на илистых отложениях. 3 описания сообществ с *Polygonum hydropiper*, *P. lapathifolium* и 3 — с *Blysmus rufus* и *Triglochin palustre*.

11. Водная растительность. Рассмотрено два типа сообществ: Myriophyllum spicatum (5 описаний) и Nymphoides peltata (7 описаний).

12. Рудеральная и сорная растительность. Этот традиционный для геоботаников ГДР объект, при изучении которого они достигли больших успехов, был охарактеризован попутно и потому авторы не приводят специальных таблиц, указывая лишь, что на стоянках скота широкое распространение получают такие виды, как *Urtica cannabina* и виды из рода *Artemisia*, а по краям старых тропинок — *Lepidium cordatum*, *L. apetalum*, *Cirsium arvense*, *Lactuca tatarica*, *Aneurolepidium pseudoagropyrum*.

Как видно из приведенного обзора, охват растительности был весьма полным и включал также малоизученные для МНР рудеральные, сегетальные и водные сообщества.

Авторы показывают два очень информативно вычерченных профиля, пересекающих долины рек Кобдо (Ховд сомон) и Булган-Гола (Булган сомон) и обсуждают некоторые черты сходства и различия изученных долинных ландшафтов. Подчеркивается, что различия кроются преимущественно в характере растительности наиболее возвышенных частей долин, где по Кобдо развиваются баглуровые, а по Булгану — таровые пустыни. Растительность остальных элементов в основном сходна, что можно объяснить влиянием режимов паводка и приближенного к поверхности уровня грунтовых вод, нивелирующих климат.

Работа завершается краткой характеристикой процесса пастбищной дигрессии, которая ведет к уничтожению ивняков и целого ряда других не стойких к выпасу сообществ. Ставится вопрос о необходимости заповедывания наиболее интересных в ботаническом отношении участков долин.

Рецензируемая статья является ценным вкладом в изучение растительности МНР. Она будет полезна всем специалистам, посвятившим себя изучению этой уникальной в ботанико-географическом отношении территории. Своими публикациями авторы дали образцы предварительных, но предельно полных научных отчетов о выполненном флористическом и геоботаническом исследовании.

ЛИТЕРАТУРА

Hilbig W., Z. Schamsran. (1976). Beitrag zur Kenntnis der Flora des westliches Teiles der Mongolischen Volksrepublik, speziell des Chovd Aimak. Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch., Berlin, 16, 2; 141—162.

Р. Ш. Кашапов, Б. М. Миркин, Л. М. Гареева.

Башкирский государственный
педагогический институт,
Башкирский филиал АН СССР,
Уфа.

Получено 5 IX 1977.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58 (208)

В ПРИМОРСКОМ ОТДЕЛЕНИИ ВБО

V. P. SELEDETS. IN THE PRIMORSK BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

В конце 1977 г. был избран новый состав Совета Приморского (бывшего Дальневосточного) отделения ВБО (Бот. ж., т. 63, № 7, 1978). Ревизионная комиссия была избрана в следующем составе: В. К. Василюк (председатель), Г. И. Пономарчук, Н. С. Павлова. Основная задача вновь избранного Совета состояла в активизации деятельности ПО ВБО, усилении связи с научно-исследовательскими учреждениями и высшими учебными заведениями, в объединении ботаников, работающих над общими проблемами в соответствующие секции ПО ВБО с целью повышения эффективности научных исследований, приближения научной тематики к актуальным проблемам развития дальневосточного региона, вовлечения в ПО ВБО активно работающих ботаников.

В 1978 г. 76 человек были приняты в члены ВБО (на 30 XI 1977 на учете в ПО ВБО состояло 62 человека). Членами ПО ВБО являются научные сотрудники подразделений Дальневосточного Научного центра АН СССР: Биолого-почвенного института, Тихоокеанского института биоорганической химии, Тихоокеанского института географии, Института биологии моря, Дальневосточного геологического института, Ботанического сада, а также Дальневосточного государственного университета, Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии, Приморского научно-исследовательского института сельского хозяйства, Уссурийского педагогического института, Приморского сельскохозяйственного института, Дальневосточной опытной станции Всесоюзного научно-исследовательского института лекарственных растений, Дальневосточной опытной станции Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова.

В 1978 г. работали вновь организованные секции ПО ВБО: интродукции и растительных ресурсов (председатель Л. Н. Слизик), фикологии (В. Ф. Макиенко), лекарственных растений (В. П. Селедец).

В 1977 г. на общем собрании ПО ВБО было заслушано 2 доклада. Доклад В. А. Красилова «Проблемы происхождения цветковых растений» был посвящен некоторым итогам палеоботанических исследований на Дальнем Востоке; рассмотрены возможные предковые группы и пути их эволюции к уровню организации цветковых растений. В докладе Б. А. Юрцева (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН ССР (БИН), Ленинград) проведен ботанико-географический анализ конкретных флор Чукотки, рассмотрены вопросы истории флоры и растительности Северо-Востока СССР.

В 1978 г. проведено 4 общих собрания ПО ВБО, на которых осуществлялся прием новых членов, производились выборы делегатов на VI съезд ВБО, заслушивались наиболее важные обобщающие и итоговые доклады, обсуждались и утверждались планы и отчеты секций ПО ВБО, решались текущие вопросы.

В докладе Ю. И. Миротворцева «Географическая сеть заповедников Дальнего Востока» прослежена история создания дальневосточных заповедников, рассмотрено их современное состояние, показана необходимость планомерной работы по формированию научно обоснованной системы заповедников. Научным основам создания дендрария в Ботаническом саду ДВНЦ АН СССР был посвящен доклад В. К. Василюка, обобщивший опыт интродукции растений в ботанических садах; был дан анализ теоретических положений, лежащих в основе планомерной работы по интродукции деревьев и кустарников.

Большое внимание уделялось подготовке к VI делегатскому съезду ВБО, в работе которого приняли участие 14 членов ПО ВБО. Итогам работы VI съезда ВБО было посвящено специальное общее собрание. Председатель Совета ПО ВБО С. С. Харкевич представил подробный отчет о съезде и об участии в нем приморской делегации. Он остановился на докладах ведущих ботаников нашей страны, осветил большую подготовительную работу и работу секций, маршруты ботанических экскурсий, отметил прекрасную организацию всей работы съезда, большие успехи ботаников Молдавской ССР в различных разделах ботанической науки и внедрении ее достижений в практику народного хозяйства, а также в охране растительного мира. Анализ работы различных секций VI съезда ВБО содержался в выступлениях В. Ф. Макиенко (фикология), Т. Г. Буч (морфология растений), З. М. Азбукиной (микология), Г. И. Ворошиловой (анатомия растений), Н. С. Шеметовой (растительность), Н. С. Пробатовой (систематика растений), В. Л. Морозова (экологическая ботаника), Н. Н. Качуры и В. П. Селедца (охрана растительного мира).

Интересным было выступление на общем собрании ПО ВБО Б. М. Миркина (Башкирский филиал АН СССР). В его докладе «Актуальные вопросы обработки геоботанических данных (классификация, ординация, геоботаническая индикация)» были показаны изменения, произошедшие в фитоценологии за последние 20 лет в СССР и в других странах, прослежена история различных геоботанических школ и направлений, показано изменение взглядов на принципы и методы школы Браун-Бланке, на концепцию непрерывности, проанализированы современные методы ординации и классификации растительности.

ПО ВБО приняло активное участие в подготовке и проведении Пятой выездной сессии Дальневосточного регионального научного Совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, охраны и преобразования растительного мира», состоявшейся в начале июня 1978 г. в г. Хабаровске. Информация о работе Сессии опубликована в «Ботаническом журнале» (т. 64, № 5, 1979).

ПО ВБО приняло также активное участие в подготовке и проведении традиционных Комаровских чтений. Открывая XXXII Комаровские чтения, председатель ПО ВБО С. С. Харкевич подчеркнул глубокое естественнонаучное и философское содержание наследия В. Л. Комарова, роль его исследований для нашего времени, характеризующегося ускоренным развитием производительных сил Дальнего Востока. С докладом «Сосудистые растения окрестностей г. Владивосток (полуостров Муравьева-Амурского и прилегающие острова)» выступил Д. П. Воробьев. Он подробно проанализировал состав флоры и отметил ее особенности, обусловленные историческими причинами и ныне действующими факторами, показал ход адвентизации флоры, интенсивно происходящей в настоящее время. Доклад Н. С. Павловой «Обзор видов рода астрагал на советском Дальнем Востоке» был посвящен вопросам систематики и географии этой сложной и важной в практическом отношении группы растений.

Активно работали секции ПО ВБО. Секция интродукции растений и растительных ресурсов провела 5 заседаний, на которых было заслушано 8 докладов: «Пути и очаги интродукции растений для Южного Приморья» (В. К. Василюк), «Смородины Дальнего Востока и сопредельных стран в природе и в культуре» (А. М. Бочкарникова), «Флористическая характеристика полуострова Корея» (В. А. Недолужко), «Корейская народно-демократическая республика как очаг интродукции дендрофлоры для Южного Приморья» и «Интродукция дикорастущего винограда в Приморье» (Н. И. Денисов), «Индия глазами ботаника» (В. П. Селедец), «Коллекция видов астильбе в Ботаническом саду ДВНЦ АН СССР и перспективы этой культуры в Приморье» (С. А. Бутюков) и «Интродукция неморальных многолетников в Главном ботаническом саду АН СССР» (Р. А. Карписонова, ГБС АН СССР). В последнем докладе были обобщены итоги многолетних работ по интродукции видов неморального комплекса и дан критический обзор методов сбора и обработки информации при интродукции растений.

Секция фикологии провела 4 заседания, на которых были заслушаны доклады «Современное состояние фикологии» (Ю. Е. Петров, БИН), «Концентрирование элементов морскими водорослями» (Г. Н. Саенко), «О развитии гербарного дела на Дальнем Востоке» (С. С. Харкевич), «О проблеме создания регионального Гербария водорослей на Дальнем Востоке» (В. Ф. Макиенко).

На заседаниях секции лекарственных растений были заслушаны доклады «Вопросы охраны растительного мира на VI съезде ВБО» (В. П. Селедец) и «Женьшень в Приморье» (Л. Ф. Оксенюк).

Работа ПО ВБО систематически освещается в местной печати. Так, в 1978 г. было опубликовано 7 статей в газете ДВНЦ АН СССР «Дальневосточный ученый».

Ученый секретарь ПО ВБО
В. П. Селедец.

Ботанический сад
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 10 VII 1979.

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58(208)

КУЙБЫШЕВСКОМУ ОТДЕЛЕНИЮ ВБО 30 ЛЕТ

V. E. TIMOFEEV, A. A. USTINOVA. THIRTY YEARS OF THE KUIBYSHEV DIVISION OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

Куйбышевское отделение создано в 1948 г. решением Президиума ВБО. Инициаторами и организаторами его были проф. А. Л. Новиков, проф. И. С. Сидорук, Г. А. Зак, С. Д. Калинин и др. За 30 лет состоялось 150 общих собраний, на которых обсуждено свыше 300 докладов; членами Отделения опубликовано около 1000 работ, стала многогранной тематика научных исследований.

В области проблемы «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» работают коллективы педагогического и сельскохозяйственного институтов (руководитель В. Е. Тимофеев) и университета (руководитель Н. М. Матвеев). При изучении растительного компонента геосистем используются структурно-динамические подходы.

Группу физиологии растений и микробиологии возглавляет Г. А. Зак. Селекцией и агротехникой занимаются К. П. Ланге (педагогический институт) и К. В. Ливанов (сельскохозяйственный институт) с коллективами. Вирусным болезням растений посвятила свои исследования Ю. А. Леонтьева (сельскохозяйственный институт). Сотрудники Куйбышевского ботанического сада работают по интродукции и акклиматизации растений.

В настоящее время Куйбышевское отделение ВБО объединяет 39 ботаников, которые ведут большую работу по распространению знаний о жизни растений, о путях рационального использования и охраны растительных объектов.

Председатель Куйбышевского отделения *В. Е. Тимофеев*,
Ученый секретарь *А. А. Устинова*.

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ

УДК (044.1/.2)

НЕКОТОРЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ ПО РЕЦЕНЗИИ Б. М. МИРКИНА НА СБОРНИК «ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ И ВЗАИМОСВЯЗЕЙ ЛУГОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ», ОПУБЛИКОВАННОЙ В «БОТАНИЧЕСКОМ ЖУРНАЛЕ» (т. 64, № 1, 1979 г.)

G. I. SOLOVYOVA, V. D. LOPATIN. SOME NOTES ON THE REVIEW BY B. M. MIRKIN OF THE COLLECTION OF PAPERS «REGULARITIES OF DEVELOPMENT AND INTERCONNECTIONS OF MEADOW BIOGEOCOENOSES», PUBLISHED IN THE «BOTANICAL JOURNAL» (VOL. LXIV, № 1, 1979)

Мы очень благодарны Б. М. Миркину за то, что он взял на себя труд написать на наш сборник рецензию. Однако нельзя согласиться с его утверждением, что результаты проведенного нами корреляционного анализа можно сформулировать как «все и ничего». В статистике наиболее общепринят доверительный уровень 95%, но это совсем не означает, что нельзя пользоваться более низким уровнем. Например, в ботаническом ресурсоведении и ряде микробиологических работ считается достаточным доверительный уровень 80 и даже 75%. Тем не менее основной вывод по материалам Вороновского стационара — о сопряженности изменения компонентов биогеоценозов по экологическому ареалу — подтверждается по 14 показателям с достоверностью более 95% (см. статью Г. И. Соловьевой, с. 136—137). Сюда входят показатели растительности, физических и химических свойств и биологической активности почвы. Это, может быть, не «все», но и не «ничего».

Вопреки утверждению автора рецензии регрессионный анализ нами проводился (см. статью Г. И. Соловьевой, с. 137—139), правда, не по всему, а по части материалов. Неверно, что авторы при характеристике растительности ограничились использованием только «агроботанических эпитетов» (Б. М. Миркин, с. 129). Таблица с флористическим составом, действительно, не приведена, но есть описание растительности всех участков (см. статью В. Д. Лопатина и В. А. Зайковой, с. 13—17).

И наконец, последнее. Хотя и не было прецедента выражать коэффициент корреляции в процентах, но поскольку при этом сущность его нисколько не изменяется, то нет оснований против этого возражать.

Г. И. Соловьева, В. Д. Лопатин.

Институт биологии
Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 17 V 1979.

Vol. 65 *No. 3*

March, 1980

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

P. I. Dorofeev. On the taxonomy of the Tertiary *Azolla* Lam. of the section *Rhizosperma* Meyen 297
Yu. A. Zlobin. On the unequivalence of the individuals in plant coenopopulations 311
I. D. Yurkevich, S. R. Shcherbach. The role of dominant plants and other components of flood plaine meadow phytocoenoses in accumulation and turnover of nutritive elements 323
S. G. Sambuck. Use of measures of the species negative abundance for establishing the degree of the ecological similarity between the communities 335
I. A. Yarutkin. On the zonation of the Right Bank of the Middle Volga 345

COMMUNICATION 361

Yu. P. Kozhevnikov. The species ratio of the vascular plants of Northern taiga and forest-tundra in the middle part of the basin of the Anadyr river. (361). — **J. M. Belorusova, V. V. Ukraintseva.** Paleogeography of the Late Pleistocene and Holocene of the basin of the river Nowaja (Tajmyr). (368). — **V. F. Tarasevich.** On the findings of pollen of *Parrotia* C. A. Mey., *Diospyros* L. and *Staphylea* L. in the Miocene deposits of Oka-Don plain. (379). — **B. R. Vasiliev, N. I. Goltsova, S. F. Kolodiazhny.** The structure of the vegetative shoot of *Liriodendron tulipifera* L. (*Magnoliaceae*). Connection between morphological characters of metamers of the mature shoot. (383). — **G. P. Belostokov.** Habitus of the young bush-like arborescent plants. (391). — **M. A. Abrazhko, G. P. Menshikova.** Influence of nitric fertilizers on the nitrogen concentration in the thin roots of spruce. (405). — **T. M. Beliayeva, E. V. Boiko.** Morphologo-anatomical structure of the achenes of the Far East species of *Lactuca* s. l. (*Asteraceae*) in relation to their systematics. (409). — **A. E. Katenin.** American species *Populus balsamifera* L. (*Salicaceae*) and *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. (*Caprifoliaceae*) in the South-East of the Chukotka peninsula. (414). — **T. I. Nechaeva.** Floristic findings in Vladivostok. (421). — **T. I. Plaksina.** New plant species for the flora Kuibyshev district. (422).

NEW TAXA 425

V. P. Botschantzev. Two new genera of the family *Cruciferae* (425). — **G. M. Levin.** Contributions to the study of the family *Punicaceae* (427). — **A. V. Dengubenko.** A new species of *Stipa* L. (*Poaceae*) from the West Pamirs. (430).

RESEARCH METHODS IN BOTANY 432

I. T. Vasilchenko. Some urgent problems of organization of herbaria (in connection with A. K. Skvortsov's «Herbarium. A manual of the methods and technique», 1977). (432).

ANNIVERSARIES 436

R. V. Kamelin, T. I. Isachenko, Z. V. Karamysheva. Eugenyi Michailovich Lavrenko. (Towards 80th birthday and 60th anniversary of scientific activity). (436).

REVIEWS AND BIBLIOGRAPHY 443

D. V. Lebedev. *G. Ainsworth.* Introduction to the history of mycology. 1976. (443). — **R. Sh. Kashapov, B. M. Mirkin, L. M. Gareeva.** *V. Hilbig, Ts. Zhamsran.* Towards study of Kobdoss region (Mongolia), 1977. (447).

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 451

V. P. Seledets. In the Primorsk branch of the All-Union Botanical Society. (451). **V. E. Timofeev, A. A. Ustinova.** Thirty years of the Kuibyshev division of the All-Union Botanical society. (453).

LETTERS TO THE EDITOR 454

G. I. Solovyova, V. D. Lopatin. Some notes on the review by B. M. Mirkin of the collection of papers «Regularities of development and interconnections of meadow biogeocoenoses», published in the Botanical Journal, vol. LXIV, № 1, 1979. (454).

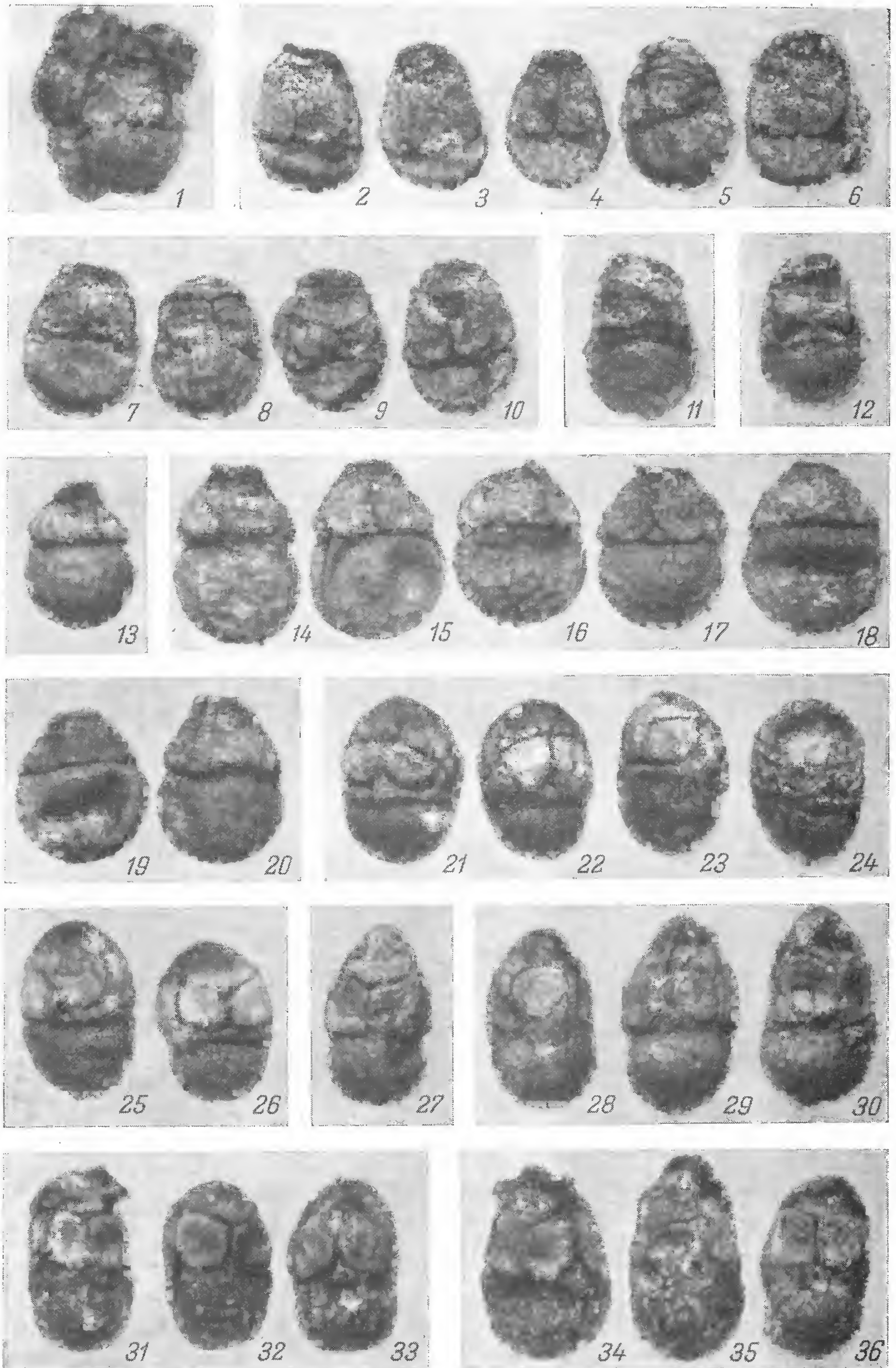


Рис. 7. Мегаспоры *Azolla*, ×70.

1—12 — *A. nana* Dorof., Кустанайская обл., Кызбель-тау, олигоцен; *13—20* — *A. turgaica* Dorof , Кустанайская обл., Жаман-Каинды, олигоцен; *21—26* — *A. nikitinii* Dorof., Николаевская обл., Демидово, ср. сармат; *27—30* — *A. parapinnata* Dorof., Томская обл., Реженка, скв. 17, гл. 10.5, олигоцен; *31—36* — *A. tymensis* Dorof., Томская обл., Белый Яр, олигоцен.

К стр. 304

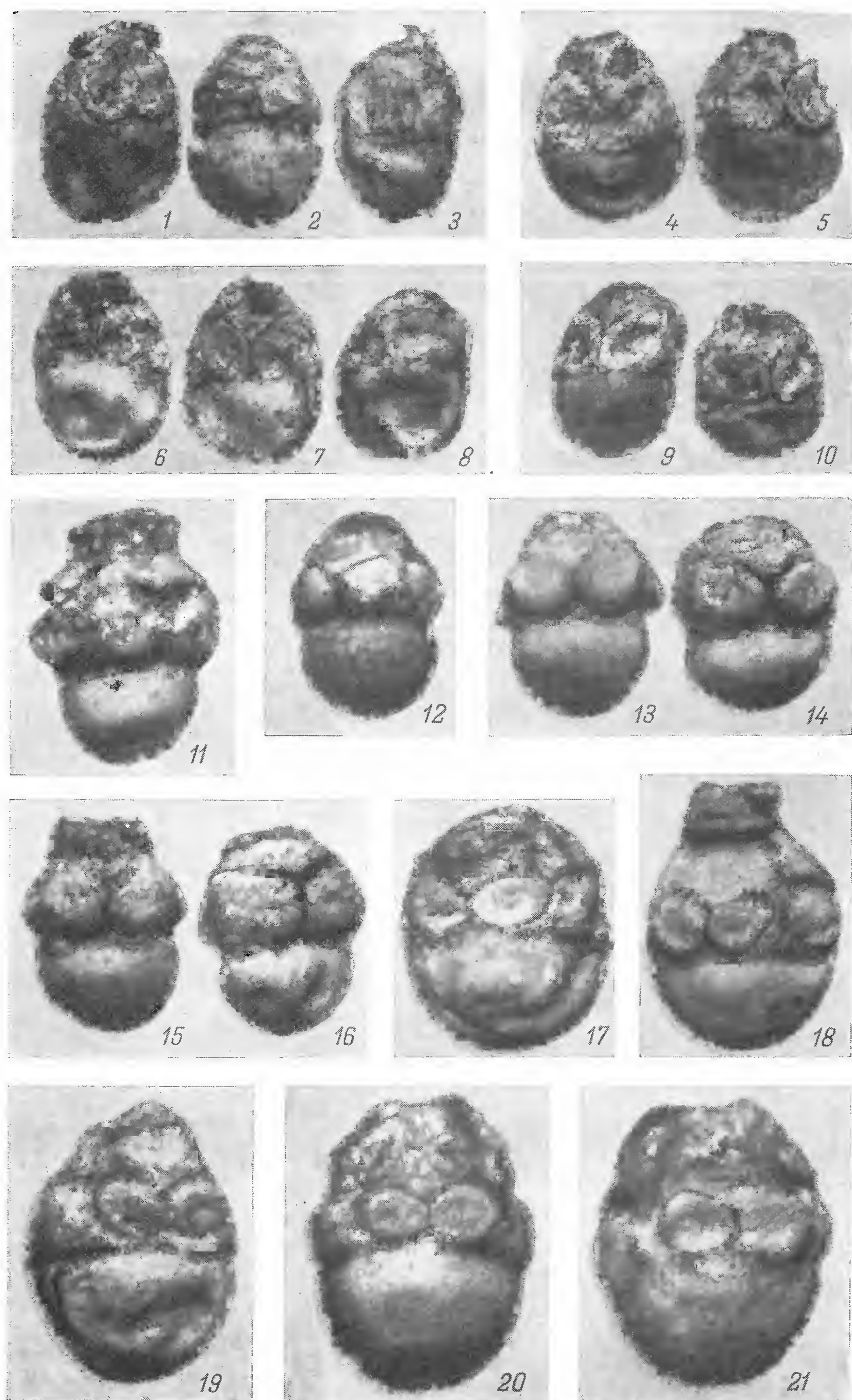


Рис. 8. Мегаспоры *Azolla*, ×70.

1—10 — *A. borysthenica* Dorof., Киевская обл., Вышгород, миоцен; *11—16* — *A. suchorukovii* Dorof., Свердловская обл., Белоярка, олигоцен; *17—21* — *A. sibirica* Dorof., Ханты-Мансийский нац. округ, Малый Атлым, олигоцен.

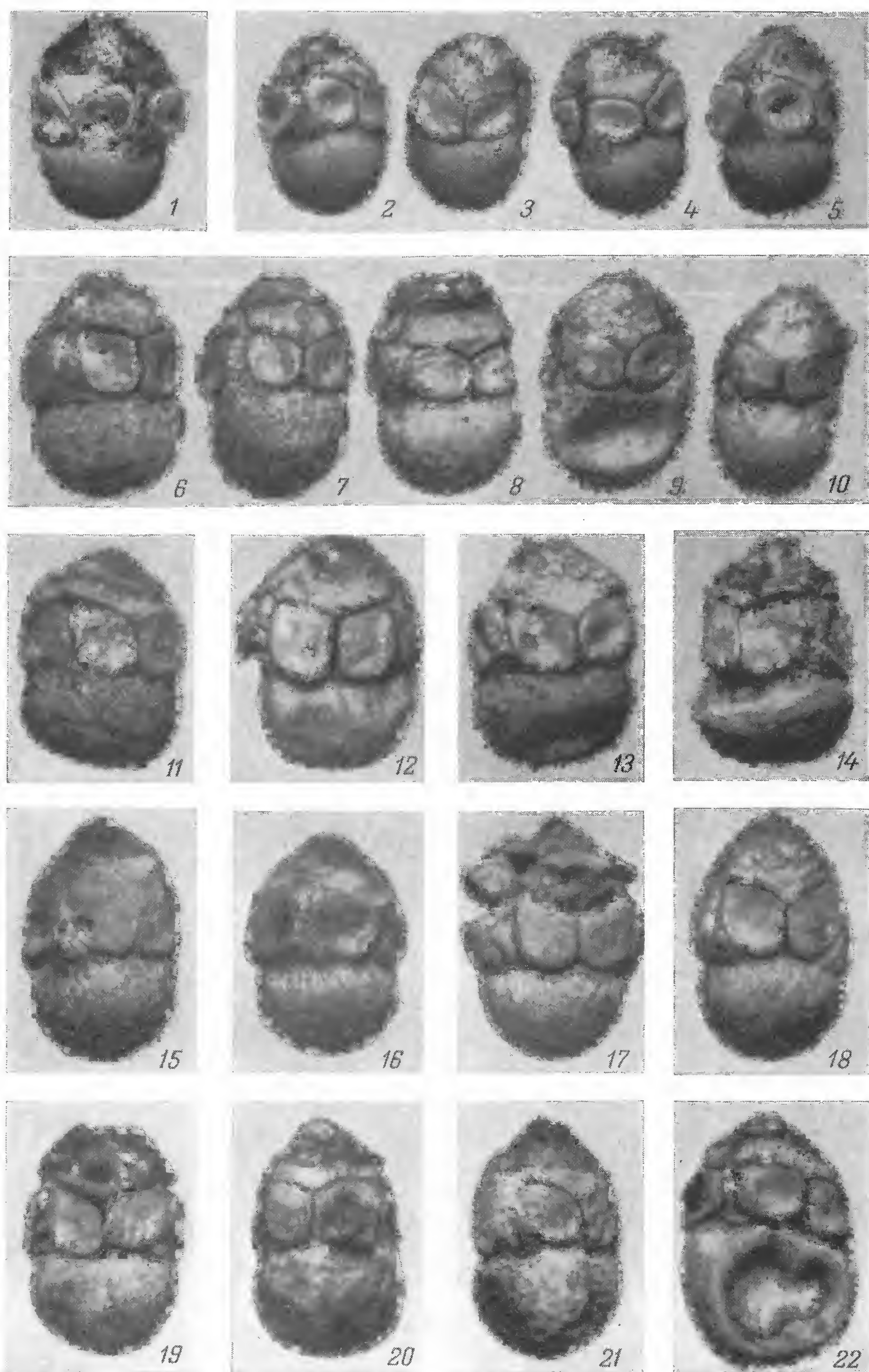


Рис. 9. Мегаспоры *Azolla*, ×70.

1—5 — *A. ventricosa* P. Nikit., Томская обл., Белый Яр, олигоцен; *6—10* — *A. aspera* Dorof. var. *pulchella* Dorof., Омская обл., Лежанка, миоцен; *11—22* — *A. aspera* Dorof. (*11—14* — Омская обл., Чернолучье, миоцен, *15—18* — Томская обл., пос. Прииск, миоцен; *19* — Брестская обл., Городец, скв. 55, гл. 46.7, миоцен; *20—22* — Брестская обл., Детковичи, скв. 32, гл. 48, миоцен).

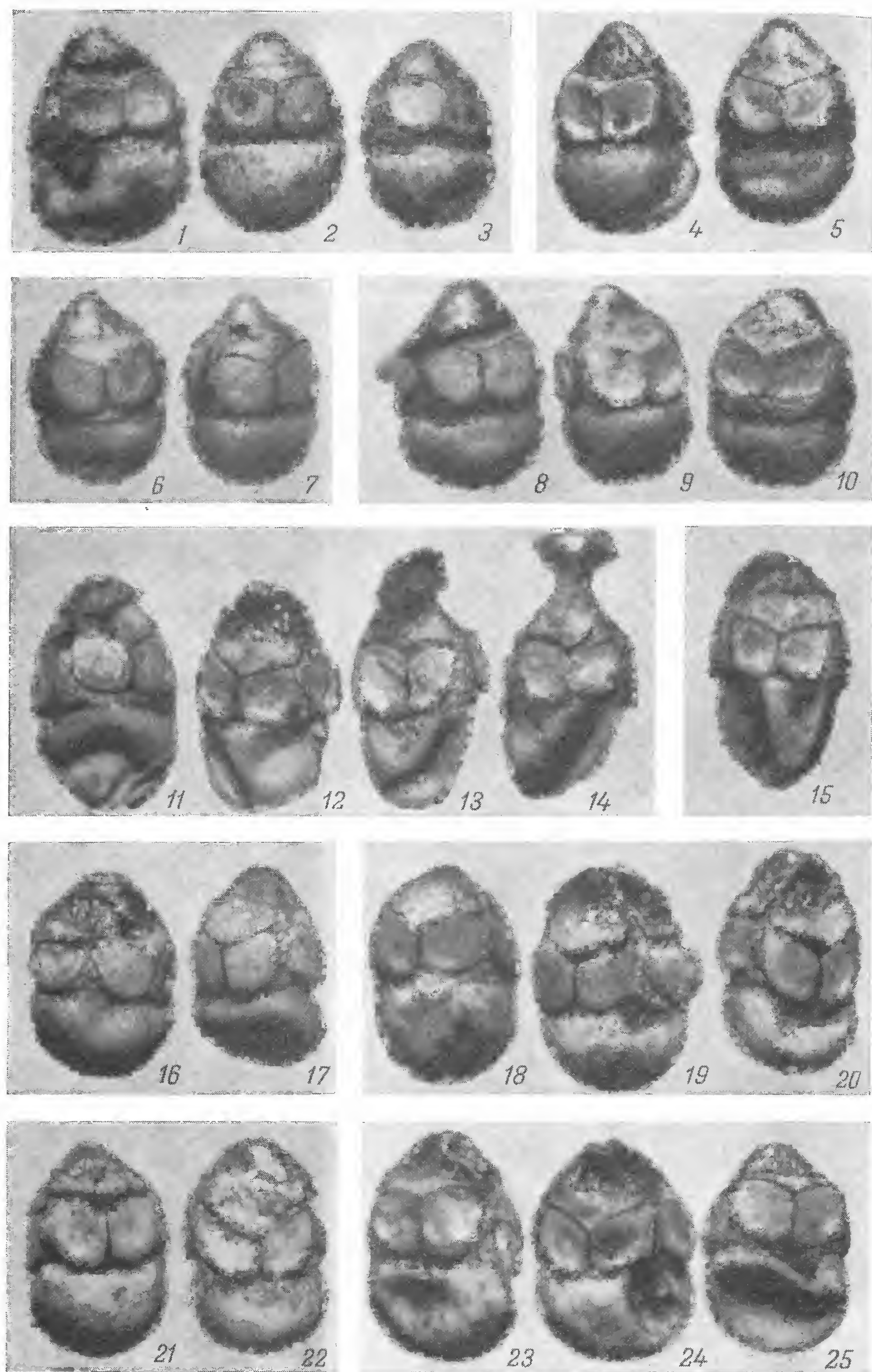


Рис. 10. Мегаспоры разновидностей *A. aspera* Dorof., ×70.

1—10 — var. *sulajensis* Dorof., Полтавская обл., Лохвица, скв. 5801, гл. 92—93, миоцен; *11—25* — var. *semiaspera* Dorof. (*11—15* — Ростовская обл., Багаевская, скв. 12601-6, гл. 24—25, сармат; *16—25* — Омская обл., Исаковка, миоцен).

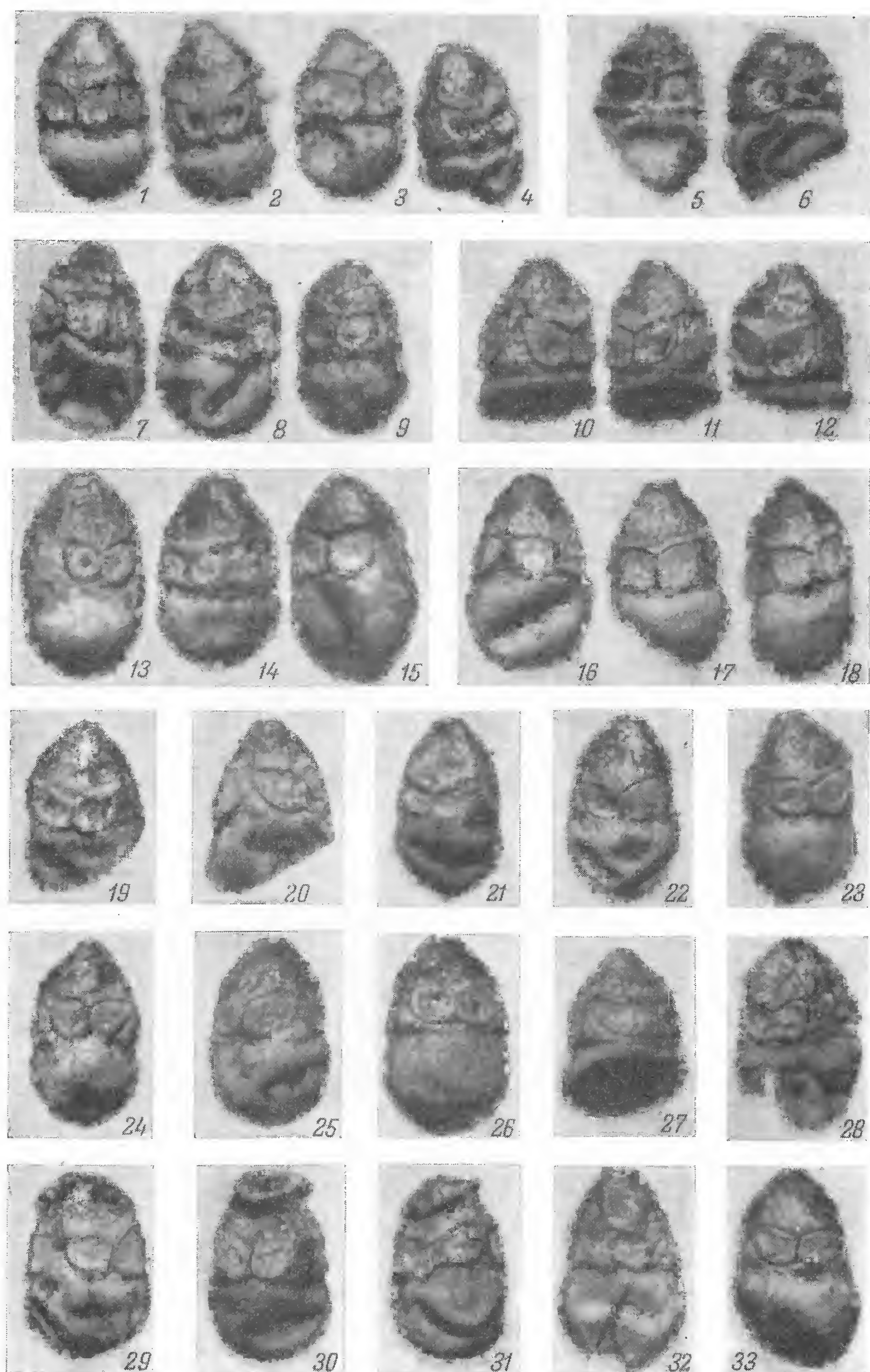


Рис. 11. Мегаспоры *Azolla parvula* Dorof., ×70.

1—12 — Полтавская обл., Лохвица, скв. 5801, гл. 60—61, миоцен; *13—15* — Гомельская обл., Мозырь, скв. 75, гл. 27—27.5, миоцен; *16—18* — Гомельская обл., Вересницы, скв. 124, гл. 28—30, миоцен; *19—21* — Гомельская обл., Люденевичи, скв. 137, гл. 47—48, плиоцен; *22—25* — Литва, Даумантай, плиоцен; *26—33* — Ростовская обл., Большая Орловка, сармат (*26—28*, *30*, *32* — скв. 7446, гл. 51.5—51.8; *29*, *31*, *33* — скв. 4245, гл. 26.1—26.5).

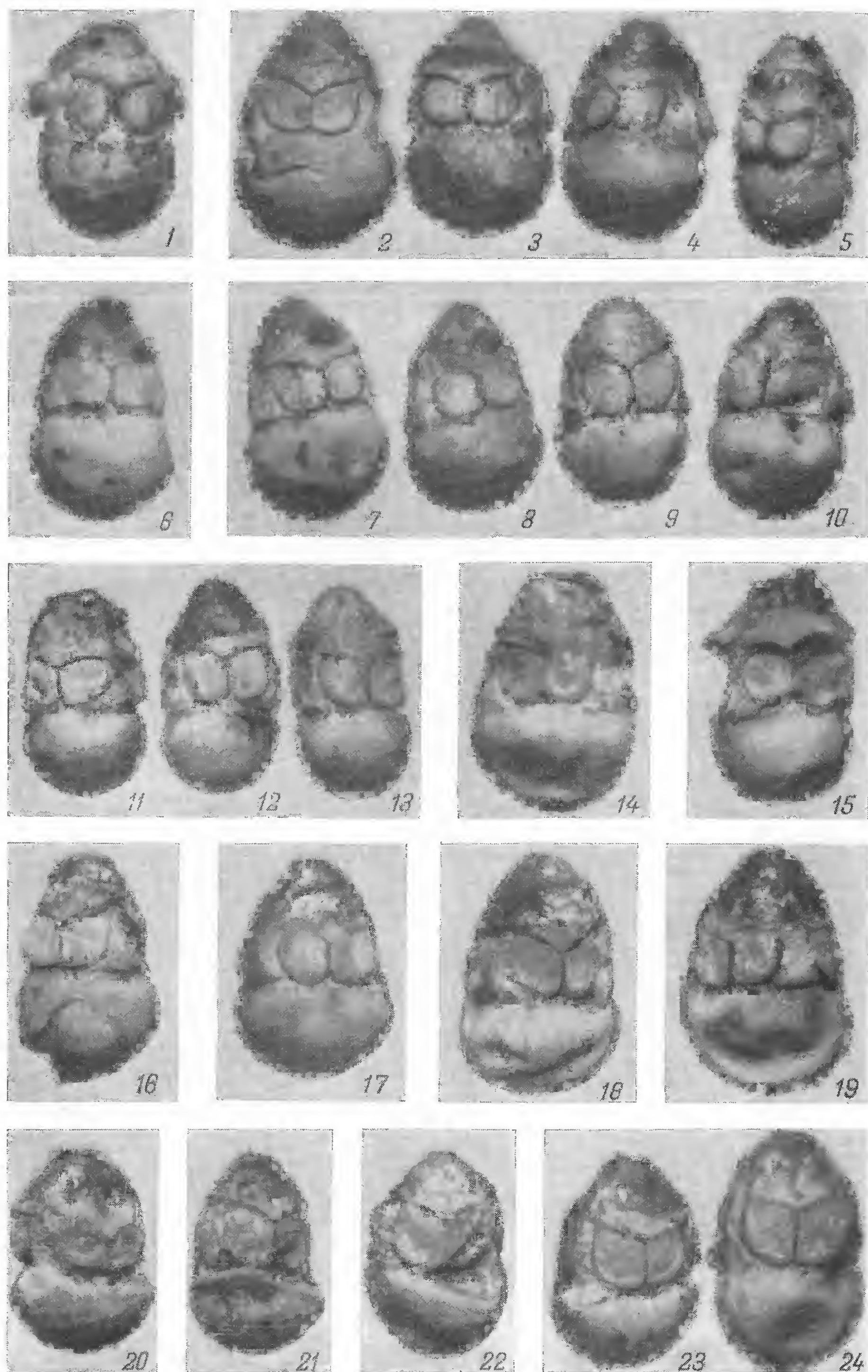


Рис. 12. Мегаспоры *Azolla*, ×70.

1—19 — *A. pseudopinnata* P. Nikit. (*11—13* — var. *elegans* Dorof.; *1—5* — Воронежская обл., Кривоборье, плиоцен; *6—13* — Гомельская обл., Холмеч, плиоцен; *14—17* — Ростовская обл., Матанов Сад, плиоцен; *18—19* — Татария, Камские Поляны, скв. 2001, гл. 42—43, плиоцен); *20—24* — *A. aspera* Dorof. var. *omskiana* Dorof., Омская обл., Карташево, миоцен.

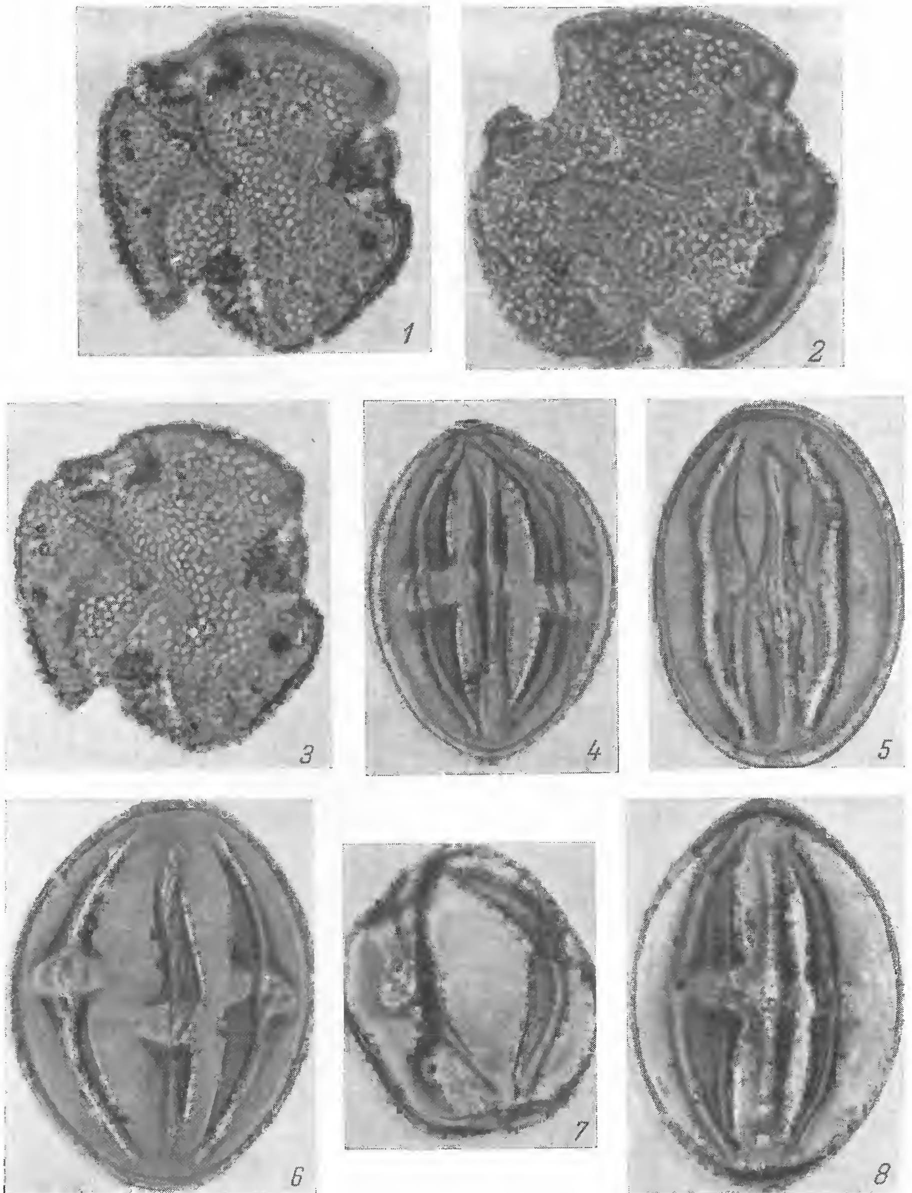


Рис. 1.

Parrotia maxima Taras. (*1*, *3* — голотип; *2* — паратип); *Diospyros ovalis* Taras. (*4* — голотип; *6—8* — паратипы; *5* — *Diospyros lotus* L. (рецентная пыльца).

К стр. 382

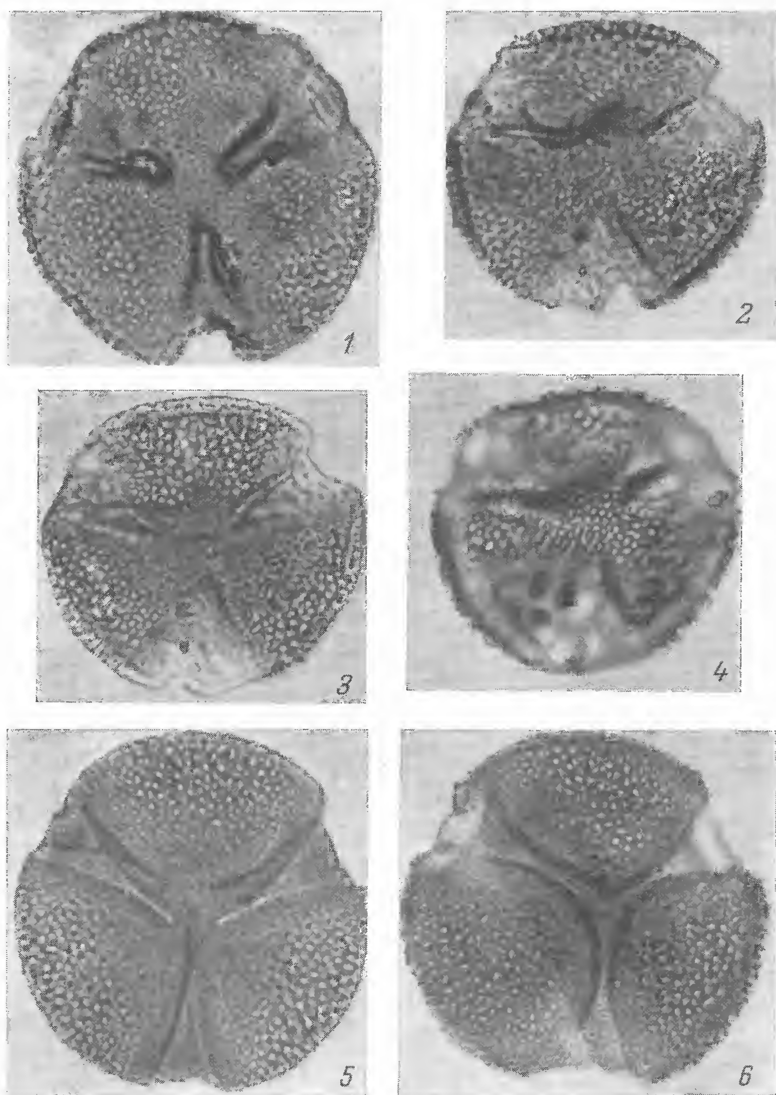


Рис. 2.

Staphylea gracilis Taras. (*1* — голотип; *2—4* — паратипы); *5, 6* — *Staphylea trifolia* L. (рецентная пыльца).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

П. И. Дорофеев. К систематике третичных *Azolla* Lam. секции *Rhizosperma* Meyen . . . 297
Ю. А. Злобин. О неравноценности особей в ценопопуляциях растений . . . 311
И. Д. Юркевич, С. Р. Щербач. Роль доминантов и других компонентов пойменных луговых фитоценозов в аккумуляции и круговороте элементов питания . . . 323
С. Г. Самбук. Использование мер отрицательного обилия видов для установления степени экологического сходства между сообществами . . . 335
И. А. Яруткин. О зональной принадлежности растительности Правобережья Средней Волги . . . 345

СООБЩЕНИЯ . . . 361

Ю. П. Кожевников. Соотношения видов сосудистых растений северной тайги и лесотундры в средней части бассейна р. Анадырь. (361). — **Ж. М. Белорусова, В. В. Украинцева.** Палеогеография позднего плейстоцена и голоцена бассейна р. Новой на Таймыре. (368). — **В. Ф. Тарасевич.** О находках пыльцы *Parrotia* C. A. Mey., *Diospyros* L. и *Staphylea* L. в миоценовых отложениях Окско-Донской равнины. (379). — **Б. Р. Васильев, Н. И. Гольцова, С. Ф. Колодяжный.** Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera* L. (*Magnoliaceae*). Связь между морфологическими признаками метамеров закончившего рост побега. (383). — **Г. П. Белостоков.** Габитус кустовидного подроста древесных растений. (391). — **М. А. Абражко, Г. П. Меньшикова.** Влияние азотных удобрений на содержание азота в тонких корнях ели. (405). — **Т. М. Беляева, Э. В. Бойко.** Морфолого-анатомическое строение семянок дальневосточных *Lactuca* s. l. (*Asteracece*) в связи с их систематикой. (409). — **А. Е. Катенин.** Американские виды *Populus balsamifera* L. (*Salicaceae*) и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. (*Caprifoliaceae*) на юго-востоке Чукотского полуострова. (414). — **Т. И. Нечаева.** Флористические находки во Владивостоке. (421). — **Т. И. Плаксина.** Новые виды растений для флоры Куйбышевской области. (422).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . 425

В. П. Бочанцев. Два новых рода из семейства *Cruciferae*. (425). — **Г. М. Левин.** Материалы к познанию семейства *Punicaceae*. (427). — **А. В. Денгубенко.** Новый вид ковыля *Stipa* L. (*Poaceae*) с западного Памира. (430).

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ . . . 432

И. Т. Васильченко. Некоторые актуальные вопросы организации гербарного дела (в связи с выходом книги А. К. Скворцова «Гербарий. Пособие по методике и технике», 1977). (432).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ . . . 436

Р. В. Камелин, Т. И. Исаченко, З. В. Карамышева. Евгений Михайлович Лавренко (к 80-летию со дня рождения и 60-летию научной деятельности). (436).

1 р. 50 к. Индекс 70056

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 443

Д. В. Лебедев. *Дж. Эйнсуорт.* Введение в историю микологии, 1976. (443). — **Р. Ш. Кашапов, Б. М. Миркин, Л. М. Гареева.** *В. Хильбиг, Ц. Жамсран.* К познанию растительности Кобдосского аймана (Монгольская Народная Республика), 1977. (447).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 451

В. П. Селедец. В Приморском отделении ВБО. (451). — **В. Е. Тимофеев, А. А. Устинова.** Куйбышевскому отделению ВБО 30 лет. (453).

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ 454

Г. И. Соловьева, В. Д. Лопатин. Некоторые замечания по рецензии Б. М. Миркина на сборник «Закономерности развития и взаимосвязей луговых биогеоценозов», опубликованной в «Ботаническом журнале» (том 64, № 1, 1979 г.). (454).